Untersuchungen
über
Photodinese bei Vallisneria spiralis.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
genehmigt
von der philosophischen Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.

Von
Herold Schweickerdt
aus Schmie.

Mit 5 Textfiguren.

Promoviert am 2. Januar 1928.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1928

Untersuchungen
über
Photodinese bei Vallisneria spiralis.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
genehmigt
von der philosophischen Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.

Von
Herold Schweickerdt
aus Schmie.

Mit 5 Textfiguren.

Promoviert am 2. Januar 1928.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1928

Berichterstatter:
Professor Dr. H. Fitting

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. Bd. 68. Heft 1.
Gebrüder Borntraeger, Leipzig

Einleitung.

Der Einfluß äußerer Faktoren auf die Protoplasmaströmung ist schon des öfteren Gegenstand physiologischer Untersuchungen gewesen; auch der Einfluß des Lichtes wurde hierbei untersucht. Die Ergebnisse der verschiedenen Forscher zeigen aber untereinander große Unstimmigkeiten, die teils den verwendeten Versuchsobjekten, teils aber vor allem unzureichenden Versuchsanordnungen zuzuschreiben sind. Erst Fitting (1925) gelang es, durch zweckmäßige Vorbehandlung der Blätter von *Vallisneria spiralis* die Strömung stets mit Sicherheit vollständig zum Stillstand zu bringen und zugleich zahlreiche, früher unbeachtete Fehlerquellen aufzudecken, wodurch Strömung geweckt, verstärkt oder ständig unterhalten wird. Unter Beachtung seiner Beobachtungen und Versuchsmethoden ist es nunmehr möglich, mit *Vallisneria*, die sich als besonders empfindlich und geeignet erwiesen hat, exakte Versuche über die auslösenden Faktoren der Plasmaströmung auszuführen.

Ehe ich auf das Ziel meiner Untersuchung näher eingehe, wollen wir einen Blick auf die Literatur werfen, in der von dem Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung bei *Vallisneria* und *Elodea* gehandelt wird.

Einer der ersten Forscher, dem die Auslösung der Protoplasmaströmung durch Belichtung aufgefallen ist, dürfte Moore sein. In einer wenig beachteten Arbeit (1888) hat er hervorgehoben, daß sowohl bei *Elodea canadensis* wie auch bei *Vallisneria* diffuses

Tageslicht oder Sonnenlicht in solcher Weise wirken; und diese Strömung klinge bei *Elodea* innerhalb 4—22 Stunden, bei *Vallisneria* bis zum übernächsten Tage wieder aus, wenn man die Blätter verdunkelt. Eine junge Vallisnerienpflanze in schwachem Lichte zeigte keine Strömung.

Hauptfleisch (1892) will dagegen keinen Einfluß des Lichtes auf die Rotation bei *Vallisneria* gefunden haben: weder Verdunkelung noch Belichtung sei imstande, Plasmaströmung hervorzurufen. Jedoch hebt er hervor, daß Verdunkelung Apostrophe, Belichtung Epistrophe der Chloroplasten zur Folge hat; diese Verlagerungen seien aber von einer sichtbaren Strömung nicht begleitet. Nach Josing (1901), der sich wahrscheinlich zum Teil auf die Ergebnisse Hauptfleischs stützt, soll nur Belichtung mit Ätherwasser behandelter *Elodea-* oder *Vallisneria*-Blattstücke Strömung wecken, aber Verdunkelung allein, ohne Gegenwart von Ätherwasser, nicht imstande sein, die Strömung, abgesehen von einer geringen Verlangsamung, zum Abklingen zu bringen. Er untersuchte auch den Einfluß farbigen Lichtes und konstatierte, daß rotes Licht dieselbe Wirkung hatte wie Dunkelheit: die narkotisierten Schnitte beruhigten sich darin, in blauem Licht war das dagegen nicht der Fall. Wurden diese ruhigen Schnitte im Tageslicht weiter beobachtet, so setzte abermals Strömung ein.

Ganz isoliert steht eine Arbeit von Nothmann-Zuckerkandl (1915) da. Unter Nichtberücksichtigung der älteren Arbeiten untersuchte sie die Einwirkung verschiedener Strahlenarten von hoher Intensität auf die Plasmaströmung bei *Elodea* und *Vallisneria*. Sie fand in der strömungauslösenden Wirksamkeit sehr intensiven spektralzerlegten Lichtes eine stete Abnahme vom langwelligen zum kurzwelligen Teil des Spektrums. Auch gelang es ihr, Blätter von *Elodea* durch Verdunkelung zur Ruhe zu bringen. Zu starke Belichtung bei *Elodea* hatte Schädigungen zur Folge.

Fitting (1925) hat alsdann festgestellt, was bisher übersehen worden war, daß bereits sehr geringe Lichtschwankungen bei *Vallisneria* lebhafte Strömung auslösen, mag man nun von Dunkelheit oder von schwachem künstlichem oder Tageslicht ausgehen. Als Reiz wirkt nicht das Licht als solches, sondern der Übergang von schwächerem zu hellerem Licht, eben die Schwankung. Entsprechend klingt die durch solche Schwankungen hervorgerufene Strömung in dem helleren Lichte allmählich wieder mehr oder weniger aus. Eine umgekehrte Schwankung von hell zu dunkel

ist dagegen unwirksam. Die Lichtschwankung muß aber, um Reizung herbeizuführen, ein gewisses Ausmaß haben und mit einer gewissen Geschwindigkeit erfolgen; langsam sich einschleichendes Licht war erfolglos. Ferner muß das hellere Licht auch eine bestimmte Zeit lang und zwar abhängig von den Lichtintensitäten, länger bei geringen, kürzer bei hohen, zugeführt werden, damit es als Nachwirkung zu einer Reizung kommt. Bei Dauerbelichtung ziemlich dunkel adaptierter Blätter wurde schräg hinter einer etwa 50-kerzigen, durch längeren Gebrauch aber wohl schon abgeschwächten Metallfadenlampe in 60—65 cm Entfernung und bei sehr spitzwinkligem Lichteinfall so gut wie keine Strömung mehr hervorgerufen. Es gibt also eine Lichtpräsentationszeit, und intermittierende unterschwellige Reize summieren sich. Innerhalb gewisser Grenzen kommt es demnach auf die einfallenden Lichtmengen an. Die auf geringere Lichtschwankungen hin erfolgenden Reaktionen klingen meist nach 8—12 Stunden wieder ab. Eine Reizleitung innerhalb der Blätter konnte nicht beobachtet werden. Die Reaktionszeiten sind sehr kurz, bereits nach etwa 8—10 Minuten Belichtung waren Anfänge der Strömung zu sehen. Die untersuchten *Elodea*-Arten waren viel unempfindlicher gegen Lichtschwankungen.

In einer $^3/_4$ Jahre später erschienenen Arbeit, in der auf Moores und Fittings positive Befunde keinerlei Bezug genommen wird, hat endlich auch Beikirch (1926) den Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung hervorgehoben: Bei *Elodea* finde diese nur im Lichte statt; (diese Angabe steht aber in Widerspruch zu der seit langem bekannten Tatsache, daß die Zirkulationsbewegung im Dunkeln nicht aufhört!); sie komme nach Verdunkelung schon nach 45 Minuten zum Stillstand im Gegensatz zu *Vallisneria* (Blattschnitte!), bei welcher Verdunkelung keine Beruhigung, höchstens Verlangsamung herbeiführe. Bei *Elodea* genüge kurze Belichtung „von oft nur wenigen Sekunden", um die Strömung und zwar bereits nach dieser Zeit wieder zu wecken. Je höher bei der Wiederbelichtung die Lichtintensitäten genommen werden, um so eher setzt die Strömung wieder ein und um so größer wird die Strömungsgeschwindigkeit. Auch bei *Vallisneria* hat das Licht einen fördernden Einfluß auf die Strömung. Hohe Lichtintensitäten schädigen aber mit der Zeit und bewirken infolgedessen allmählich Aufhören der Strömung. Alle einfarbigen Strahlenarten des sichtbaren Spektrums haben wesentlich gleiche Wirkung; Unterschiede

beruhen in erster Linie auf den verschiedenen Intensitäten der Strahlen. Beikirch suchte bei seinen Untersuchungen den Einfluß des Lichtes auf die Geschwindigkeit der Plasmaströmung dadurch zu erfassen, daß er die Geschwindigkeit der Chloroplastenwanderung als Maß benutzte. Ob das brauchbare Werte gibt, soll später genauer erörtert werden. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß nach Jurišič (1925) die Geschwindigkeit der Strömung bei *Elodea* und *Vallisneria* auch unter konstanten Außenbedingungen sehr stark schwankt, so daß die Messung der Strömungsgeschwindigkeiten keinen Aufschluß über die Reaktionsgrößen geben kann.

Fitting hat selbst schon darauf hingewiesen, daß seine Belichtungsversuche nur orientierenden Charakter hatten, und daß infolgedessen seine in vieler Hinsicht noch fragmentarischen Beobachtungen namentlich nach der quantitativen Seite mit vollkommenerer Methodik ganz wesentlich vertieft und verbessert werden müßten: „Sehr wichtig wird es dabei vor allem sein müssen, die Abhängigkeit der Reizung von der Größe, der Geschwindigkeit und der Dauer der Lichtschwankungen, ferner den Einfluß von Licht- und Dunkeladaption auf die Lichtschwankungsempfindlichkeit sowie endlich deren Abhängigkeit von den verschiedenen Wellenlängen, der Temperatur, vom Alter und vom Chloroplastengehalt der Blätter genauer zu ermitteln". Einen kleinen Teil dieser vielerlei Fragen weiter zu verfolgen und hiermit unsere Einsicht in die Lichtreizung der Vallisnerienblätter vertiefen zu helfen, war der Zweck meiner Untersuchungen. Nachdem ich die Grundversuche Fittings bestätigt gefunden hatte, aus denen ja hervorgeht, daß die Reizmenge bei der Reizung eine Rolle spielt, schien es vor allem wichtig, einmal der Frage nachzugehen, ob und wie weit das Reizmengengesetz für diesen Reizvorgang gültig ist. Dieses Problem und die Frage nach der Wirksamkeit verschiedener Strahlenarten bilden den Hauptgegenstand meiner Arbeit.

Abschnitt I.

Allgemeine Methodik.

Meine Aufgabe war zunächst die, die Methodik so auszubauen, daß sie möglichst quantitative Versuche durchzuführen gestattete.

1. Dunkelzimmer und Temperaturregelung.

Zur Ausführung der Versuche standen mir zwei in die Erde eingebaute Dunkelzimmer mit konstanten, durch eine sich automatisch regelnde Warmwasserheizung erzeugten Temperaturen zur Verfügung. Ihre Wände sind mattschwarz gestrichen, wodurch die Lichtreflexion auf ein Minimum herabgesetzt wird. Wie ein darin aufgestellter Thermograph zeigte, stieg die Temperatur selbst bei dem Betreten und bei dem für meine Versuche nicht vermeidbaren längeren Aufenthalt in den Räumen nur um einen Bruchteil eines Grades, was auf die Versuchsobjekte nicht von Einfluß sein konnte. Jedes der Dunkelzimmer läßt sich mittels elektrischen Ventilators gut lüften. Für solche Durchlüftung sorgte ich abends nach Beendigung der Versuche, damit sich über Nacht die Temperatur in den Räumen wieder vollkommen konstant einstellen konnte.

2. Die Lichtquellen.

Hauptsächlich wurde elektrisches Licht benutzt. Nur für wenige Versuche wurde nicht konstanter Wechselstrom dem Stromnetze der Überlandzentrale „Berggeist" entnommen, vor allem in jenen Fällen, wo Belichtungen tagelang fortdauerten. Da ich aber bei den meisten Versuchen möglichst konstante Lichtintensitäten brauchte, das genannte Stromnetz jedoch Spannungsschwankungen zeigt und das botanische Institut über eine Akkumulatorenanlage nicht verfügt, so benutzte ich zur Gewinnung des dazu erforderlichen konstanten Gleichstromes mit bestem Erfolg den Motorgenerator, über den Fitting bereits (1927b) berichtet hat. Er war in einem vor den beiden Dunkelzimmern gelegenen Vorraum hinreichend gegen Temperaturschwankungen geschützt aufgestellt; das Lichtkabel wurde durch ein enges Loch in der Wand den Versuchsräumen zugeführt.

Selbstverständlich war es zunächst erforderlich, einen möglichst klaren Einblick in die Leistungsfähigkeit der Maschine zu gewinnen, d. h. ihre Fehlergrenzen kennen zu lernen[1]). Das geschah in der Weise, daß die Schwankungen der Stärke des gelieferten Gleich-

1) Die folgenden Angaben verdanke ich Herrn Prof. Fitting, der selbst diese Prüfung des Motorgenerators vorgenommen hat. Im übrigen stimmen meine Beobachtungen mit den seinigen wesentlich überein.

stromes an einem in den Lampenstromkreis außer einem Schiebewiderstand eingeschalteten Normal-Ampèremeter von Hartmann und Braun, Frankfurt a./M. (ein Ampère geteilt in Hundertstel) tagelang in den verschiedensten Tageszeiten je 10 bis 15 Minuten lang mit unbewaffnetem, aber sehr kurzsichtigem Auge so genau wie irgend möglich verfolgt wurden, während eine Osram-Nitra-Opallampe von 200 Watt bei etwa 0,8—0,88 Ampère und 220 Volt Spannung brannte. Hatte sich der Motor warm gelaufen, was nach 2—3 Stunden bestimmt der Fall war, so zeigte das Ampèremeter fernerhin dauernd gelegentlich unregelmäßige langsame Stromschwankungen von 0,001—0,003 Ampère; als ganz seltene Ausnahmen machten solche allerhöchstens 0,005 Ampère aus, selbst bei tagelangem ununterbrochenem Laufen der Maschine. Stärkere Schwankungen kamen niemals vor, auch nicht zu Zeiten, wenn das den Generator speisende Werknetz besonders stark oder schwach beansprucht war, so daß also entsprechend den Angaben der Fabrik, die den Generator geliefert hat (vgl. Fitting, 1927b, S. 468), der Sekundärstrom der Maschine von der Belastung des Werknetzes ganz unabhängig ist. Da nach weiteren Mitteilungen der Fabrik die Spannung des gelieferten Stromes von der Temperatur ein wenig abhängt und zwar so, daß nach dem Anlaufen des Motors die anfänglich eingestellte Spannung bei zunehmender Erwärmung der Maschine (die übrigens sehr gering ist) etwas sinkt und erst nach 2—3 Stunden einen ganz stationären Wert annimmt, so war es ferner nötig, wiederholt auch die Schwankungen der Stromstärke in den ersten Stunden nach Einschaltung der Maschine festzustellen. Beim Anlaufen des Motorgenerators vergehen zunächst in der Regel 3—5 Minuten, bis sich mit Sicherheit eine konstante Stromstärke eingestellt hat. Im Laufe der ersten Stunde geht diese nun tatsächlich ein wenig zurück, aber allerhöchstens etwa um 0,002 bis 0,003 Ampère, um sich alsdann ferner unverändert zu halten, so daß auch in dieser ersten Zeit der Erwärmung der Maschine die Schwankungen durchschnittlich nicht mehr als 0,005 Ampère betragen. Die vom Generator gelieferte und abgelesene Stromstärke 0,8—0,88 Ampère ist also schon bald nach Einschaltung der Maschine allerhöchstens $\pm$ 0,0025 Ampère ungenau, d. h. die Fehler sind maximal $\pm$ 0,3% der Stromstärke. Es empfiehlt sich also jedenfalls, mit diesem Fehler zu rechnen, wenn auch, wie gesagt, die Schwankungen der warm gelaufenen Maschine in der Regel geringer sind. Welchen Einfluß solche Stromstärkenschwankungen

auf die Lichtstärke der Lampen haben, läßt sich nur überschlagen, da das von einer großen Reihe von z. T. schwer zu ermittelnden Faktoren abhängt, z. B. auch von der Brenndauer der Lampen. Immerhin ist eine ausreichende Beantwortung dieser Frage nach den Angaben in der physikalischen Literatur möglich. „Bei Gasfüllungslampen mit Wolframspirale bedingt 1 % Spannungsänderung 0,52 % Stromänderung, 3,5 % Änderung der Lichtstärke und 1,7 % Änderung des spezifischen Verbrauches“ (Lehrbuch der techn. Physik, hrsggb. von G. Gehlhoff, Leipzig, 1926, Bd. 2, S. 548); danach entspricht einer Stromschwankung von $\pm$ 0,25 % eine Schwankung der Lichtstärke von rund $\pm$ 2 %.

Will man sich die Vorteile des Motorgenerators möglichst vollständig zunutze machen, so ist es natürlich nötig, ihn vor Beginn der Versuche erst mindestens eine Stunde lang oder länger warmlaufen zu lassen. Das kann man unbedenklich tun, da der Stromverbrauch der Maschine bei Leerlauf nach wiederholten Ablesungen am Zähler pro Stunde nur etwa 0,35 Kilowatt Kraftstrom beträgt (bei Einschaltung einer 200-Wattlampe in den Lichtstromkreis, wie ebenfalls wiederholt festgestellt wurde, natürlich 200 Watt mehr). Da aber die Stromstärke auch in den ersten Stunden nach dem Anlaufen der Maschine nur in dem oben angegebenen geringfügigen Maße sinkt, so habe ich den Motorgenerator unbedenklich auch in noch nicht erwärmtem Zustande bei meinen Versuchen benutzen zu können geglaubt.

Belichtet wurde durch Birnen von verschiedener Stärke und zwar:

a) für den Gleichstrom des Motorgenerators mit 225 Volt:

Osram-Nitra-Opal 40 Watt,
„ „ „ 100 „ ,
„ „ „ 200 „ ,

b) für den Wechselstrom des Stromnetzes mit 120 Volt:

Osram-Nitra-Opal 40 Watt,
„ „ „ 200 „ .

In den Versuchsreihen ist genau angegeben, welche dieser Lampen als Lichtquellen dienten.

3. Die Belichtungsapparatur.

Sie befand sich in den Dunkelzimmern (vgl. auch zu den folgenden Beschreibungen Fig. 1). In den Stromkreis der Lampe *(D)*

ist eingeschaltet ein Schiebewiderstand *(A)* von 640 Ohm zur Einstellung der für die Lampe gewünschten Stromstärke, weiter ein empfindliches Normal-Ampèremeter *(B)* von Hartmann und Braun (mit Meßbereich bis 1 Ampère), woran noch 0,005 Ampère leicht abgelesen werden können, und ein Schalthebel *(C)*, womit der Stromkreis geöffnet und geschlossen wird.

Die Lampe befand sich bei vielen Versuchen in einem lichtdichten Kasten, der unten mit einem photographischen Irisblenden-

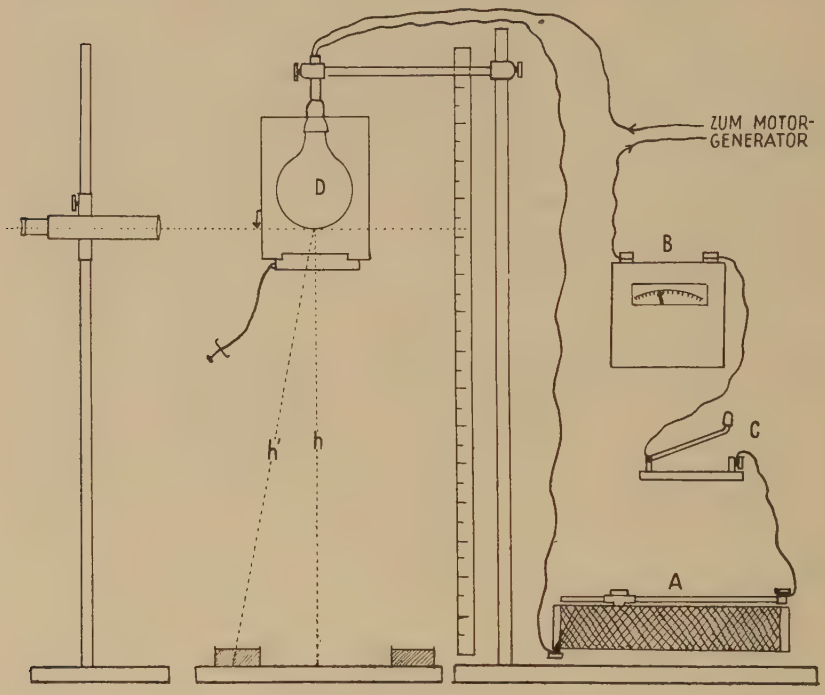

Fig. 1. Erklärung im Text.

verschluß von 5 cm Durchmesser versehen ist. Sie ist an einem Stativ befestigt, so daß ihr Abstand von den Objekten durch senkrechte Verschiebung variiert werden kann. Die Objekte wurden in Glasschälchen unter der Lampe auf einer Unterlage aus schwarzem Karton im Scheine des sehr schwachen indirekten Lichtes einer elektrischen Taschenlampe, die ich gegen die Wand des Zimmers richtete, in einem Kreise aufgestellt, so daß sie sämtlich in gleichem Abstand und unter gleichem Winkel von den Lampen Licht erhielten. Zu dem Zwecke waren auf dem Karton mittels weißer Farbe kon-

zentrische Kreise angebracht. Für jeden Versuch wurden bis zu 14 Schälchen belichtet.

Bei den Vorversuchen wurde der Abstand der Lampe, die dabei noch nicht von dem Kasten umgeben war, von der Unterlage mit einem Maßstabe direkt gemessen; in den Hauptversuchen dagegen war größere Genauigkeit erforderlich, die durch Einstellung des unteren Lampenrandes mittels Fernrohres erreicht wurde. Er war zu diesem Zwecke außen seitlich an dem Dunkelkasten durch eine Zeigerspitze kenntlich gemacht. Sie wird zunächst mit dem bloßen Auge annähernd auf einen hinter dem Kasten angebrachten Maßstab eingestellt. Nachdem alsdann das Fadenkreuz des Kathetometers genau auf den gewünschten Abstand eingestellt worden ist, wird der Zeiger damit in Übereinstimmung gebracht. Auf diese Weise kann der senkrechte Abstand der Lampe von der Unterlage (Fig. 1 *h*) mit einer Genauigkeit bis zu $\pm$ 1 mm bestimmt werden. Da die Schälchen mit ihrem Mittelpunkte auf einem Kreise angeordnet sind, dessen Radius bekannt ist (11,15 cm), so kann der Abstand der Lampe von den Versuchsobjekten (Fig. 1 *h'* unter Berücksichtigung ihrer exzentrischen Lage) und, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Lichtintensität der Lampe mit dem Quadrat der Entfernung abnimmt, auch die Lichtintensität des auf die Blätter schräg einfallenden Lichtes ermittelt werden. In den Versuchsreihen ist immer genau angegeben, wie die Intensitäten dieser schräg einfallenden Lichter aus den empirisch bestimmten Werten bestimmt wurden.

Für Kühlung der Lampe wurde nur in wenigen Versuchsreihen gesorgt, da ich die Erfahrung machte, daß das Wasser, worin die Versuchsobjekte lagen, bei den kurzen erforderlichen Belichtungszeiten sich nicht wesentlich erwärmte.

Die Kerzenstärken der Lampen wurden von Zeit zu Zeit mit einem Universal-Tubus-Photometer[1]) der Firma Schmidt & Haensch, Berlin, durch Photometrierung in horizontaler Lage und in axialer Richtung bestimmt. Hierbei wurde die Birne dem Photometer, das auf die gewünschte Intensität eingestellt war, solange genähert, bis diese Kerzenstärke erreicht war, und diese Distanz der Lampe vom Photometer alsdann gemessen. Die Vergleichslampe des Photometers wurde konstant von einem Bleiakkumulator (Spannung 2 Volt)

1) Dieses Instrument wurde von der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft zur Verfügung gestellt, wofür ich an dieser Stelle verbindlichen Dank aussprechen möchte.

mit einer Stromstärke von 0,66 Ampère gespeist. Da mir nur ein empfindliches Normal-Ampèremeter zur Verfügung stand, mußte ich bei den Lichtmessungen folgendermaßen vorgehen. Nachdem der Lichtstrom mittels Schiebewiderstandes auf die gewünschte Stärke gebracht worden war, wurde das Ampèremeter dem Lampenstromkreis vorübergehend entnommen und zur Einstellung der Vergleichslampe des Photometers verwendet. Da der innere Widerstand des Ampèremeters sehr gering ist, hatte dessen Entnahme aus dem Stromkreis der Lampe keinen Einfluß auf deren Helligkeit, was mit dem Photometer festgestellt werden konnte, da dessen durch Akkumulator gespeiste Vergleichslampe sich hinreichend lange konstant hält. Das Instrument war von mir mittels einer Hefnerkerze geeicht worden. Mit diesem sehr empfindlichen Apparat ist es möglich, in kurzer Zeit und auf kleinem Raum genaue Lichtmessungen zu machen; es dürfte daher für physiologische Zwecke außerordentlich geeignet sein.

Praktisch wird man, wie in der Physik üblich, mit einem Fehler von mindestens 1 % bei jeder Photometrierung zu rechnen haben. Bei meinen Messungen waren die Fehler allerdings etwas größer; wie weit die ja nicht völlige Konstanz des Generatorstromes (vgl. S. 84 ff.) und wie weit subjektive Beobachtungsfehler daran schuld sind, übersehe ich nicht. Über meine Messungen geben folgende Zahlen, die ich bei wiederholter Untersuchung zweier mit dem Generatorstrom gespeister Lampen erhalten habe, ein Bild:

Lampe:				Intensität in Meterkerzen:			
Osram-Nitra-Opal	225 Volt	40 Watt		22,5	22,8	22,5,	
„ „ „	225 „	200 „		200	200	205	200.

Meine Messungen weichen also untereinander maximal um etwa $2^1/_2$ % ab, was ich als gering ansehen möchte. Selbstverständlich sind auch bei der Einstellung der Lampen vor den Versuchen kleine Ungenauigkeiten in Kauf zu nehmen: Ich ging ja so vor, daß ich nach der photometrischen Untersuchung der Lampe letztere in gleichem Abstand senkrecht über der Unterlage anbrachte, worauf die Schälchen aufgestellt waren. Ich mußte also zweimal Abstände messen: 1. den der Lampe vom Photometer, und dann 2. den der Lampe von der Unterlage. Wenn ich auch glaube, daß hierbei die möglichen Fehler nicht mehr als $\pm$ 1 mm betragen dürften, so ist doch ferner zu bedenken, daß die Blätter, wie schon hervorgehoben wurde, nicht genau axial senkrecht, sondern schräg in

einem Kreise darunter gestellt wurden, weil es sonst ja nicht möglich gewesen wäre, mehr als ein Blattstück bei jedem Versuch zu belichten. Und dadurch entstehen weitere Fehler und zwar aus folgenden Gründen: 1. Ist die Entfernung der Objekte bei schräger Aufstellung unter der Lampe natürlich etwas größer als bei axialer; ich habe zwar diesen Betrag eingestellt und die Lichtintensitäten nach dem Gesetze, daß die Lichtstärke einer punktförmigen Lichtquelle mit dem Quadrat der Entfernung abnimmt, berechnet; dabei erhält man aber zu kleine Werte für die Lichtstärken, weil dieses Gesetz eben nur für punktförmige Lichtquellen streng gilt. 2. Fällt bei nicht axialer Aufstellung der Blätter das Licht nicht mehr senkrecht, sondern mehr oder weniger schräg auf die Blätter, was natürlich auch kleine Fehler bedingt, die aber wohl dadurch weitgehend wieder kompensiert werden, daß die Lichtstärken nach dem eben Gesagten ohnehin bereits etwas zu klein angesetzt worden sind. Ein drittes Bedenken, daß die Lichtstärke der Lampe in nicht axialer Richtung nicht mit der photometrisch axial gemessenen übereinstimme, fällt fort, weil nach dem mir seitens der Fabrik zugänglich gemachten Diagramm der Lichtverteilung an den Nitra-Opallampen die Lichtstärken in den Richtungen, die für meine Versuche ausschließlich in Betracht kommen, mit der in axialer Richtung bis auf etwa $^1/_2\,\%-1\,\%$ übereinstimmen. Man muß ja überhaupt bei allen lichtphysiologischen Versuchen bedenken, daß die Genauigkeit, womit sie angestellt werden können, nicht allzu groß ist; man wird meist, wie ich es bei meinen Versuchen getan habe, mit möglichen Fehlern bis zu etwa $5-10\,\%$ rechnen müssen, und deshalb scheint es mir nach meinen Erfahrungen bedenklich, aus Ausschlägen, die nicht größer sind, irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Schon daraus ist aber ersichtlich, daß der Motorgenerator mit seinen kleinen Schwankungen der Stromstärke für die verhältnismäßig geringe Genauigkeit solcher pflanzenphysiologischen Versuche praktisch völlig hinreichend konstant ist.

4. Das Versuchsmaterial.

Zu meinen Versuchen wurden ausschließlich Blattstücke von *Vallisneria spiralis* und zwar von männlichen und weiblichen Pflanzen benutzt. Ein Teil dieser Pflanzen befand sich in Freilandwasserbecken des botanischen Gartens. Ihnen wurden die Blätter für die Vorversuche entnommen. Ferner standen mir Kulturen in

offenen Bassins eines Warmhauses zur Verfügung; diesen Standort bezeichne ich in den Versuchen mit I. Sie waren dem direkten Sonnenlicht nicht ausgesetzt, da sie von Nymphäenblättern beschattet wurden. Der größte Teil meiner Kulturen befand sich in einem Glasaquarium des Mangrovehauses bei einer Temperatur von 26—30° C. Diese Pflanzen waren stark beschattet; ich bezeichne in den Versuchen diesen Standort mit II. Für zusammenhängende Versuchsreihen wurden die Blätter ein und demselben Standorte entnommen. Weiter wurden nur Blätter mittleren Alters benutzt, da die älteren und die ganz jungen nicht zu gebrauchen waren; letztere beruhigten sich im Duisdorfer Leitungswasser nur sehr langsam.

Von den Blättern wurden meistens nur die chlorophyllreicheren oberen 9 cm, in manchen Fällen die oberen 13,5 cm benutzt.

Die Vorbehandlung der Blätter entspricht mehr oder weniger Fittings Methode bei seinen Untersuchungen über Chemodinese bei *Vallisneria* (1927a), nur mit dem Unterschiede, daß ich die Blätter vor den Versuchen noch länger und zwar bei völligem Lichtausschluß verdunkelte, da ich für meine Versuche möglichst dunkel adaptiertes Material verwenden wollte.

Zu den Versuchen wurde ausschließlich Duisdorfer Leitungswasser benutzt; nur in einigen Versuchsreihen, bei denen dieses besonders vermerkt ist, wurde sauberes destilliertes Wasser verwendet. Das Wasser wurde täglich einmal gewechselt; um jegliche Einwirkungen etwaiger Temperaturschwankungen zu vermeiden, wurde dabei nur Wasser benutzt, das mindestens ein paar Stunden lang in der Dunkelkammer gestanden uud dadurch deren Temperatur angenommen hatte.

Die Blattstücke wurden nach einer Verdunkelungsdauer von 72 bezw. 96 Stunden bei dem roten Lichte einer schwachen Rubinlampe[1]) mittels Glasbügelchen in den mit Duisdorfer Leitungswasser beschickten Glasschälchen festgelegt. Hierauf wurden die Schälchen mit den Blattstücken nochmals 12 Stunden lang verdunkelt, um etwaige durch einen mechanischen oder Lichtreiz (durch das rote Licht) verursachte Störungen wieder abklingen zu lassen. Sodann wurde im Dunkelzimmer sorgfältig mikroskopisch geprüft, ob die Zellen auch vollkommen zur Ruhe gekommen waren. Das war in

1) Nach meinen in Abschnitt V mitgeteilten Versuchen mit einfarbigem Licht hätte ich wohl besser bei grünem Licht gearbeitet.

durchschnittlich 95% der Blätter der Fall. Auch die Epidermiszellen waren vollkommen ruhig, und ihre Chloroplasten hatten Dunkelstellung eingenommen, d. h. sie hatten sich auf die unteren Zellwände mosaïkartig nebeneinander gelegt. Bei der geringsten Störung nahmen die Chloroplasten der Epidermiszellen jedoch diese Dunkelstellung nicht ein. Nur Blattstücke mit völlig ruhigen und ungestörten Zellen wurden zu den Versuchen verwendet.

Die Form und Größe der verwendeten Schälchen glich jenen, die Fitting (1927a) bei seinen Untersuchungen benutzte, jedoch waren 25 Stück mit Spiegelglasböden versehen, um die Lichtzerstreuung auf ein Minimum herabzusetzen. Daß die Blätter sich in diesen Schälchen dem Lichte gegenüber anders verhielten als in den übrigen, konnte ich nicht feststellen, und deshalb benutzte ich beide Arten von Schälchen gleichwertig nebeneinander. Lichtreflexe von den Seitenwänden der Schälchen waren zwar nicht ausgeschlossen, dürften aber keine wesentlichen Fehlerquellen gebildet haben.

5. Einfluß des Lichtes bei der Voruntersuchung der Blätter.

Da ganz vereinzelte Blattstücke sich trotz sorgfältigster Behandlung auch nach langer Verdunkelung nicht vollständig beruhigen, für die Versuche aber nur ganz ruhiges Material verwendet werden konnte, so war eine mikroskopische Voruntersuchung der Blätter in Licht unbedingt erforderlich. Dabei fiel das Licht durch den planen Mikroskopspiegel und den Kondensor im Mikroskoptisch von unten auf die im übrigen verdunkelten Blätter. Zur Ausschaltung eines Teiles der Wärmestrahlung und eines Teiles der nach Nothmann-Zuckerkandl (1915) besonders Strömung auslösenden roten Strahlen schaltete ich vor die Öffnung eines sonst lichtdichten Kastens, worin sich die Mikroskopierlampe (Osram - Nitra - Opal 40 Watt 120 Volt) in 40 cm Entfernung von dem Mikroskopspiegel befand, eine planparallele Küvette, die mit einer mäßig himmelblauen Kupferoxydammoniaklösung gefüllt war. Alle seitlichen Strahlen wurden aufs sorgfältigste abgeblendet, so daß die Blätter bei der Voruntersuchung nur von dem durch den Kondensor fallenden Lichte getroffen wurden. Die Intensität des Lichtes, das ohne Vorschaltung der Küvette, die natürlich in den Glaswänden und der 3 cm dicken Schicht der blauen Lösung viel Licht absorbiert,

durch den Kondensor und eine kleine Blendenöffnung fiel, betrug etwa 90 Meterkerzen, was photometrisch bestimmt wurde. Die Intensität des Lichtes, das nach Vorschaltung der Küvette die Blattunterseiten traf, war also wesentlich geringer als 90 Meterkerzen.

Mit dieser Beleuchtungsanordnung untersuchte ich während der ganzen Dauer meiner Arbeit alle Blattstücke und fand, ebenso wie Fitting, in keinem Fall einen strömungauslösenden Einfluß dieses Lichtes. Dennoch widmete ich dieser Frage aus später ersichtlichem Grund noch besondere Aufmerksamkeit, indem ich über 100 Blätter in der folgenden Weise untersuchte: 10 Blätter wurden, wie üblich, durchgesehen, die ruhigen darauf verdunkelt, und 25—30 Minuten später damit begonnen, sie abermals auf Strömung zu untersuchen. Beobachtet wurde mit einer Messingimmersion. Von diesen Blattstücken (im ganzen 100) war nunmehr nur in einem Falle in vereinzelten Zellen Strömung vorhanden (ob infolge der vorausgegangenen Belichtung bleibt natürlich zweifelhaft), die übrigen waren aber ruhig geblieben. Entsprechende Erfahrungen machte immer wieder Fitting. Die Voruntersuchung eines Blattstückes von etwa 4,5 cm Länge dauerte etwa 2—3 Minuten; dabei wurde aber das einfallende Licht während dieser Zeit über die Länge des Blattstückes dadurch verteilt, daß letzteres während der Beobachtung langsam verschoben wurde, so daß jede Zelle höchstens etwa 30 Sekunden im Lichtfelde geblieben sein dürfte, also nur einen kleinen Bruchteil des einfallenden Lichtes erhielt. Die Reizschwelle wurde infolgedessen nicht erreicht (vgl. Abschnitt III).

Daß das Mikroskopierlicht bei längerer Einwirkung aber doch nicht ganz ohne jeden Einfluß ist, stellte ich dadurch fest, daß Blattstücke, die $2^1/_2$—3 Stunden lang auf dem Mikroskoptisch von der Mikroskoplampe bei kleiner Blendenöffnung beleuchtet wurden, alsdann zerstreute Strömung zeigten. Fitting (1925) fand in vielen solchen Versuchen (S. 305), daß 1—2 Stunden lange Belichtung meist noch keine Strömung auslöste; bei ganz offener Blende dagegen fand er in manchen Blättern meist nur verhältnismäßig schwache Rotation.

Da die Blätter nur von unten her belichtet worden waren, liegt der Gedanke nahe, daß bei längerer Belichtungsdauer die auffallend geringe Wirkung des angewendeten Lichtes auf seiner partiellen Absorption durch die unteren Zellagen beruht. Aber auch bei mikroskopisch geprüften ruhigen Blättern, die ich mittels einer sauberen rostfreien Kruppstahlpinzette unter Vermeidung

jeglichen Druckes sorgfältig umdrehte, war in den unteren Zellschichten des Mesophylls kein störender Einfluß des Lichtes festzustellen. Ebenso spricht gegen die eben gegebene Deutung folgende Beobachtung: Belichtete ich Blätter von oben her so stark, daß in zerstreuten Zellen der oberen Mesophyllschichten Strömung ausgelöst wurde, und untersuchte alsdann nach ihrer Umkehrung die untere Mesophyllschicht, so konnte ich auch in ihnen entsprechende Strömung beobachten. Eine Leitung des Reizes in querer Richtung durch das Blattgewebe dürfte kaum zur Erklärung in Betracht gezogen werden können, da ich gleich Fitting in der Längsrichtung keine solche habe feststellen können. Ich wiederholte nämlich folgende Versuche Fittings (1925, S. 306): Ein Blatt wurde durch Abblenden des Lichtes ungleich belichtet. Als Folge davon trat in den beiden Hälften ungleich starke Reizreaktion ein; oder in der belichteten Blatthälfte strömten alle Zellen langsam, wogegen die Strömung in der beschatteten Hälfte auch bei nachheriger Verdunkelung manchmal ausblieb.

Wenn durch diese Vorbelichtung der Blätter also auch keine Reizreaktion ausgelöst wurde, so bedeutete sie doch immerhin eine gewisse unterschwellige Lichtreizung. Konnten dadurch meine Versuche gefälscht werden? Ich werde später zeigen, daß bei intermittierender Reizung mit weißem Licht und bei einer Dauer der Einzelreize von $^1/_2$ Minute (Lichtmenge 666 MKS und Intensität 22,2 MK) schon dann kaum mehr eine strömungauslösende Summation stattfand, wenn die Dunkelpausen zwischen den Einzelreizungen 4 Minuten dauerten und die Einzelbelichtungen 8mal ($= 666 \times 8 = 5328$ MKS) wiederholt wurden. Bis zum Beginne der Reizung meiner voruntersuchten Blätter verstrichen aber stets mindestens 75—120 Minuten, da ich gewöhnlich 25—40 Schälchen nacheinander für die Versuche vorbereitete. In dieser Zeit dürfte also der unterschwellige Reiz wieder ganz oder doch wenigstens sehr weitgehend abgeklungen sein.

Eine einfache, aber große Verbesserung hätte natürlich darin bestanden, die bei der Voruntersuchung als ruhig erkannten Blätter vor den Versuchen noch einmal längere Zeit ins Dunkle zu stellen und alsdann an einigen bei den Versuchen nicht benutzten Stichproben mich nochmals mikroskopisch zu überzeugen, daß die Zellen auch jetzt noch in Ruhe waren. Alsdann hätte ich mit Sicherheit völlig dunkel adaptierte ganz ungereizte Blätter zur Verfügung gehabt. Diesen naturgemäßen Weg habe ich nicht beschritten,

da ich davon überzeugt bin, daß die von mir verwendete Methode wenig Anlaß zu bedenklichen Fehlerquellen gab.

6. Ausführung der Belichtungen.

Die Belichtung nahm ich so vor: Die Schälchen mit den ruhigen Blättern wurden beim Scheine einer Taschenlampe auf die Unterlage unter die Lampe gebracht. Sodann setzte ich den Motorgenerator in Gang, schloß den Stromkreis, worauf die Lampe erglühte, und regulierte ebenfalls beim Scheine einer kleinen Taschenlampe die Spannung auf die gewünschte Höhe. Damit die Lampe mit Sicherheit ebenfalls ihre volle Helligkeit annehmen konnte, wartete ich noch 5 Minuten bis zur Belichtung. Alsdann wurde der Blendenverschluß geöffnet und zugleich die Stoppuhr in Gang gesetzt. In jenen Versuchen dagegen, wo die Lampe freihängend ohne Blendenverschluß gebraucht wurde, regulierte ich den Strom auf die gewünschte Stärke, öffnete dann den Stromkreis und brachte erst hiernach die Blätter auf die Unterlage. Nun erfolgte die Belichtung. Belichtungszeiten, die kürzer als 10 Sekunden waren, oder jene, die Bruchteile von Sekunden betrugen, wurden mit einem Metronom gemessen. Dieses Instrument hatte ich zuvor mittels der Stoppuhr geeicht. War die Belichtungszeit abgelaufen, so schloß ich die Blende. Nach 25 Minuten, einer Zeit, die sich als zweckmäßig erwies, wurde damit begonnen, die Blätter mikroskopisch auf Strömung zu untersuchen. Zu gleicher Zeit wurde auch die Temperatur des Wassers in den Schälchen gemessen.

Das Versuchsprotokoll wurde beim Scheine einer elektrischen Taschenlampe so geführt, daß kein direktes Licht die Versuchsblätter treffen konnte. Diese waren nämlich mit einem schwarzen Tuche überdeckt worden, um jeglichen Einfluß dieses Lichtes zu vermeiden.

Abschnitt II.

Vorbereitende Versuche.

1. Abschätzung der Reaktionsintensitäten und das Verhalten der Blätter in Dunkelheit.

Die Geschwindigkeit der Chloroplastenbewegung ist von verschiedenen Forschern als Maß der Reaktionsgröße angesehen worden. Diese Methode prüfte ich eingehend mittels Okularmikrometer und

Stoppuhr auf ihre Brauchbarkeit und fand, daß sie nur einen sehr beschränkten Wert hat und zu groben Täuschungen führen kann. Von einer Messung der absoluten Geschwindigkeit der Chloroplastenbewegung wurde daher abgesehen. Ich begnügte mich vielmehr damit, die Intensitäten der Strömung schätzungsweise festzustellen. Diese Methode bewährte sich nach einiger Übung. Die Strömungsgrade in den Mesophyllzellen (die trägen Epidermisprotoplasten berücksichtigte ich nicht) wurden folgendermaßen bezeichnet:

r = alle Zellen sind vollkommen ruhig,
v = in vereinzelten Zellen werden vereinzelte oder mehrere Chloroplasten vom Plasma mitgeführt,
z = in etwa $\pm$ 50% der Zellen werden vereinzelte oder mehrere Chloroplasten mitgeführt,
s = in allen oder der Mehrzahl der Zellen werden vereinzelte oder mehrere Chloroplasten mitgeführt,
l = alle Chloroplasten aller Zellen rotieren gleichmäßig langsam,
f = in allen Zellen hat die Rotation große Geschwindigkeit erreicht.

Es sei noch erwähnt, daß die zuerst angeführte Methode nur gestattete, die Strömungsgrade l und f einwandfrei festzustellen, es aber nur mittels der letzteren Methode möglich war, erheblich schwächere Strömungsgrade ziemlich genau zu ermitteln. Bei meinen Versuchen sah ich häufig, daß nach Reizung durch sogenannte „unterschwellige Reize“ der Kern sich in den Mesophyllzellen bewegte, die Chloroplasten dagegen nicht. In solchen Fällen war bei genauerer Beobachtung auch immer Mikrosomenbewegung, also Zytoplasmaströmung, zu sehen, was mich veranlaßte, die Frage näher zu untersuchen, wie weit sich die Zytoplasmaströmung als solche im Dunkeln überhaupt beruhigt.

Hierzu verwendete ich zunächst Blattstücke, die, wie üblich, viele Stunden lang verdunkelt worden waren und deren Mesophyllzellen keinerlei Chloroplasten- noch Kernbewegung mehr zeigten. In vielen solchen Zellen konnte ich bei schärfstem Zusehen auch keinerlei Mikrosomenbewegung feststellen: das Zytoplasma hatte sich vollkommen beruhigt. Nach Zuführung eines schwachen Lichtreizes (445 MKS, 22,25 MK) gelang es mir dagegen manchmal, in vielen Mesophyllzellen Mikrosomenbewegung festzustellen, ohne daß die Chloroplasten daran auch nur im geringsten beteiligt waren. Da es aber immer recht schwer ist, an ganzen Blattstücken die Mikrosomenbewegung in den Mesophyllzellen mit Sicherheit zu

erkennen, habe ich weitere Untersuchungen auch an Flächenschnitten vorgenommen. Von mehreren lange Zeit verdunkelten Blattstücken, die keinerlei Strömung mehr zeigten, machte ich beim Scheine einer Rubinlampe je einen Flächenschnitt, der mit der Epidermis nach unten rasch auf einen sauberen Objektträger in einen Tropfen Duisdorfer Leitungswasser gelegt wurde. Ich bedeckte ihn mit einem Deckgläschen und untersuchte ihn alsdann sofort bei starker Vergrößerung (Okular 3, Trockenobjektiv F von Zeiß mit Korrektionsfassung, Tubuslänge 145 mm) auf Strömung. Während der ersten 3—5 Minuten konnte ich in den Mesophyllzellen keine Bewegung der Mikrosomen wahrnehmen, allmählich aber begannen sie sich infolge der Verwundung zu bewegen und anscheinend zugleich auch die Chloroplasten.

Nach meiner Meinung kommt also das Zytoplasma bei *Vallisneria* durch Verdunkelung völlig zur Ruhe. Gewisse unterschwellige Lichtreize lösen aber zunächst nur Mikrosomenbewegung, also Strömung der Zytoplasmasubstanz, aus, ohne daß sich daran die Chloroplasten beteiligen. Ebenso kann man beim Ausklingen der durch Reizungen hervorgerufenen Rotation gelegentlich sehen (vgl. auch Fitting, 1925), daß die Chloroplasten zwar zur Ruhe kommen, das Zytoplasma aber mit den Mikrosomen (manchmal auch mit dem Kern) noch eine Zeitlang sogar äußerst schnell weiterströmt. Die Chloroplastenbewegung ist sonach nicht als das erste Stadium der Reizreaktion überhaupt anzusehen. Die Annahme drängt sich auf, daß der Beginn der Chloroplastenbewegung eine weitere, durch den äußeren Reiz hervorgerufene Veränderung im Zustande des Protoplasten voraussetzt, von der wir freilich noch gar nicht wissen, wie sie zustande kommt. Insofern darf man wohl mit Fitting in dem Beginne der Chloroplastenbewegung einen Vorgang erblicken, wofür sich, natürlich mit Vorbehalt, auch „Reizschwellen" bestimmen lassen. Dafür spricht ja auch das Verhalten der *Elodea*-Zellen: in ihnen kommt bekanntlich die Zytoplasmabewegung (woran die Mikrosomen teil haben) selbst im Dunkeln nicht zur Ruhe. Auch in völlig ungereizten verdunkelten Zellen findet entsprechend dauernd ziemlich lebhafte Zytoplasmazirkulation statt. Erst durch hinreichend starke Reize werden die Chloroplasten in Bewegung gesetzt, womit zugleich eine Umwandlung der Zirkulation des Zytoplasmas in ausgesprochene Rotation verbunden ist.

Da es bei der Natur des Objektes aus technischen Gründen zurzeit äußerst schwer ist, bei *Vallisneria* zu erkennen, ob das

Zytoplasma mit den Mikrosomen ruhig oder allein in Bewegung ist, und noch schwerer zu ermitteln, ob und wann es aus dem ruhigen Zustand in den bewegten übergeht, so bleibt vorläufig leider nichts anderes übrig, als mit Fitting die Chloroplastenbewegung zum Kriterium der Reizung zu machen, und diejenigen Reizgrößen als Reizschwellen zu bestimmen, durch welche der Beginn dieser Chloroplastenbewegung ausgelöst wird. So bin ich denn ausschließlich auch in meiner Arbeit vorgegangen.

2. Zeitlicher Verlauf der Reaktionen.

In dieser Richtung führte ich viele Versuche mit verschiedenen Lichtquellen und verschieden großen Reizmengen aus, um einen möglichst genauen Einblick in den Verlauf der Reaktion zu bekommen.

Nach einer Belichtungsdauer von 1 Minute mit diffusem Tageslicht oder direktem Sonnenlicht waren die Anfänge der Reaktion bereits 5 Minuten nach Beginn der Belichtung eingetreten, die Strömung erreichte ihr Maximum aber erst nach weiteren 5 Minuten, d. h. 10 Minuten nach Beginn der Belichtung. Sie blieb alsdann mehrere Stunden lang annähernd konstant und klang erst nach 24—48 Stunden wieder vollkommen aus. Auch bei erheblich kürzeren Belichtungszeiten, z. B. 20 Sekunden, mit diffusem Tageslicht oder direktem Sonnenlicht war bereits 5 Minuten nach Beginn der Belichtung in mehreren Zellen Bewegung vereinzelter Chloroplasten zu sehen; es dauerte aber meist noch weitere 10—15 Minuten, bis die Strömung ihren maximalen Wert erreicht hatte; in solchen Blättern war der Reiz bereits nach 12—24 Stunden wieder vollkommen abgeklungen.

In jenen Fällen, wo stark überschwellige Mengen von elektrischem Licht bei den Belichtungen zur Anwendung kamen, waren erst 10 Minuten nach Beginn der Reizung Anfänge der Strömung zu sehen, jedoch nicht in allen Blättern. Es dauerte meistens 15—20 Minuten vom Beginn der Belichtung, bis die Strömung ihr Maximum erreicht hatte. Bei nicht zu starken überschwelligen elektrischen Lichtreizen behielt die Strömung nur kürzere Zeit ihre maximale Geschwindigkeit bei, so daß die Blätter sich nach 6—8 Stunden meist wieder beruhigt hatten.

Am zweckmäßigsten war es also, mit der Untersuchung der Blätter etwa 20—25 Minuten nach dem Reizbeginn anzufangen. Da

in einem Versuche bis zu 14 Blätter belichtet wurden, verstrichen höchstens noch weitere 40 Minuten, bis das letzte Blattstück auf Strömung untersucht wurde. In dieser Zeit sind die Reizreaktionen noch nicht wieder schwächer geworden.

3. Einfluß einiger äußeren und inneren Faktoren auf die Lichtempfindlichkeit der Blätter.

In allen Vorversuchen bei nicht konstanter Temperatur schwankte die Lichtempfindlichkeit und die Strömungsintensität so erheblich, daß ich gezwungen war, alle genaueren quantitativen Versuche fernerhin bei konstanter Temperatur auszuführen.

Ich benutzte stets Blattstücke von $4^1/_2$ cm Länge und zwar die oberen 9—$13^1/_2$ cm eines Blattes. Obwohl die verwendeten Blattspitzen nur eine Schnittwunde hatten, die darauf folgenden Stücke dagegen zwei, fand ich in der Lichtempfindlichkeit doch keine merkbaren Unterschiede.

Fitting (1927a) hat beobachtet, daß die Lage der Reizschwellen u. a. auch von der Zusammensetzung des Wassers abhängig ist. Diese interessante Frage habe ich näher untersucht, indem ich in gleichzeitigen Parallelversuchen die Reizschwellen der Blätter, die in Leitungs- und sauberem zweimal destilliertem Wasser (vgl. Fitting, 1927a) 84—108 Stunden lang dunkeladaptiert worden waren, bestimmte. Das Wasser in den Schälchen wurde täglich einmal durch frisches ersetzt. Es gelang mir in destilliertem Wasser nicht, mehr als 80% der Blätter völlig zur Ruhe zu bringen (vgl. Fitting, 1927a), selbstverständlich habe ich nur diese für die Versuche benutzt. In Duisdorfer Leitungswasser dagegen beruhigten sich $\pm$ 95% der Blätter völlig.

Als Lichtquelle diente eine Osram-Nitra-Opallampe (40 Watt, 225 Volt), die bei einer konstanten Spannung von 225 Volt Gleichstrom brannte. Sie war 48,5 cm von der Unterlage entfernt und hatte in dieser Distanz eine Helligkeit (axial gemessen) von 90,0 MK. Die Schälchen waren in einem Kreis mit 11,15 cm Radius aufgestellt. Die Intensität des schräg einfallenden Lichtes betrug daher etwa 85,5 MK.

Wie schon erwähnt, wurden die Blattstücke, die sich in destilliertem und in Leitungswasser befanden, gleichzeitig belichtet, was mir unbedingt erforderlich schien, um vergleichbare Werte zu er-

halten, und die Schälchen im Kreise unter der Lampe auf der Unterlage so aufgestellt, daß je ein Blatt in Leitungswasser mit einem solchen in destilliertem Wasser abwechselte.

25 Minuten nach Anfang der Reizung wurde damit begonnen, die Blätter auf Strömung zu untersuchen. Beobachtet wurde mit einer Messingimmersion. Die Temperatur betrug bei sämtlichen Versuchen 19,5° C. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Nebeneinanderstehende Versuchsreihen sind gleichzeitig angestellt worden.

In der Spalte „Verlagerung der Chloroplasten" ist das Verhalten der Chloroplasten in den Epidermiszellen angegeben. Sie bleiben nach starker Belichtung nicht länger in Dunkelstellung, sondern wandern an die obere Wand der Epidermis dem Lichte zu. In dieser Spalte bedeutet:

keine Verlagerung, wenn die Chloroplasten der Epidermiszellen keinerlei Reaktion zeigen; sie bleiben in Dunkelstellung;

vereinzelt, wenn vereinzelte Chloroplasten der Epidermis in vereinzelten Zellen sich dem Licht zuwenden;

schwach, wenn mehrere Chloroplasten einiger Zellen reagieren;

stark, wenn die Chloroplasten aller Zellen sich der Epidermisaußenwand angelegt haben.

Als Reizschwelle wurde jene Lichtmenge gewählt, die in 50% der Exemplare zerstreute oder stärkere Strömung der Mesophyllzellen bewirkte.

Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß die Schwellenwerte tatsächlich von der Zusammensetzung des Wassers beeinflußt werden: In sauberem destilliertem Wasser liegt sie für eine Lichtintensität von etwa 85,5 MK annähernd bei 10260 MKS, was einer Belichtungsdauer von 120 Sekunden entspricht. Dagegen ist sie in Duisdorfer Leitungswasser bei einer Lichtmenge von 5130 MKS bereits überschritten, was einer Belichtungsdauer von 60 Sekunden entspricht. Sie liegt in destilliertem Wasser wesentlich höher als in Duisdorfer Leitungswasser, das erstere wirkt also hemmend auf die Blattempfindlichkeit.

Die Resultate habe ich auch in Kurven dargestellt (siehe Fig. 2). Auf der Abszisse sind die Belichtungszeiten in Sekunden eingetragen, auf der Ordinate die mittleren Reaktionsprozente der Blätter.

Tabelle 1. Lichtintensität = 85,5 MK.

Datum	Belichtung in Sek.	Lichtmenge in MKS	Blätter in destilliertem Wasser							Blätter in Duisdorfer Wasser						
			Anzahl Exempl.	r	v	z	s	Zahl der Blätter mit Rotation in %	Verlagerung der Chloroplasten	Anzahl Exempl.	r	v	z	s	Zahl der Blätter mit Rotation in %	Verlagerung der Chloroplasten
2. III. 27	20	1710	5	4	1	—	—	0	keine	3	2	1	—	—	0	keine
3. III. 27			6	5	1	—	—	0	keine	7	5	1	1	—	14,3	keine
4. III. 27			6	5	1	—	—	0	keine	6	1	5	—	—	0	vereinzelt
25. II. 27	60	5130	6	4	1	1	—	16,7	schwach	3	—	1	1	1	66,7	stark
25. II. 27			7	4	2	1	—	14,3	schwach	7	1	2	2	2	57,2	stark
26. II. 27			5	1	3	1	—	20,0	schwach	6	2	1	2	1	50,0	stark
26. II. 27			5	2	2	1	—	20,0	schwach	6	1	1	2	2	66,7	stark
28. II. 27	120	10 260	6	2	1	3	—	50,0	keine	6	—	1	1	4	83,4	stark
28. II. 27			6	2	1	2	1	50,0	schwach	8	—	1	1	6	87,5	schwach
2. III. 27			7	1	3	1	2	43,0	schwach	6	1	1	1	3	66,7	stark
3. III. 27	240	20 520	5	2	0	2	1	60,0	schwach	5	—	—	1	4	100	stark
3. III. 27			5	0	2	2	1	60,0	schwach	4	—	—	1	3	100	stark
4. III. 27			8	1	3	3	1	50,0	schwach	6	—	—	2	4	100	stark

Kurve *AB* gilt für die Blätter in Duisdorfer Leitungswasser, Kurve *CD* für die in destilliertem Wasser. Die beiden Kurven gleichen einander, nur daß die Schwellen verschieden hoch liegen und dementsprechend die Reaktionen verschieden stark sind.

Aus diesen Versuchen sehen wir, daß die Zusammensetzung des Wassers einen Einfluß auf die Lichtempfindlichkeit der Blätter hat. Ich verwendete daher in meinen Versuchen ausschließlich Duisdorfer Leitungswasser; es war ja anzunehmen, daß die Zusammensetzung dieses Wassers annähernd konstant ist.

Trotzdem ich für jeden Versuch die Blätter von ein und demselben Standort entnahm und sie ganz gleich vorbehandelte, glückte es mir selbst bei Verwendung des gleichen Leitungswassers und konstanter Temperaturen doch nicht, ganz gleich reagierendes Material zu erhalten. Immer waren Unterschiede in der Empfindlichkeit und im Reaktionsvermögen vorhanden, genau so wie es auch Fitting bei seinen Versuchen über Chemodinese beobachtet hat. Die Empfindlichkeit scheint also auch von zunächst nicht durchsichtigen inneren Faktoren abhängig zu sein. Daß dabei das Alter der Blätter eine wichtige Rolle spielt, ist nach meinen Beobachtungen ebenso wie denen Fittings nicht wahrscheinlich. Die bezüglich der Empfindlichkeit vorhandene Streuung zwang natürlich dazu, für jeden Einzelversuch mehrere Blätter zu verwenden und außerdem jeden Versuch mehrere Male zu wiederholen; nur auf diese Weise war es möglich, annehmbare Mittelwerte zu erhalten.

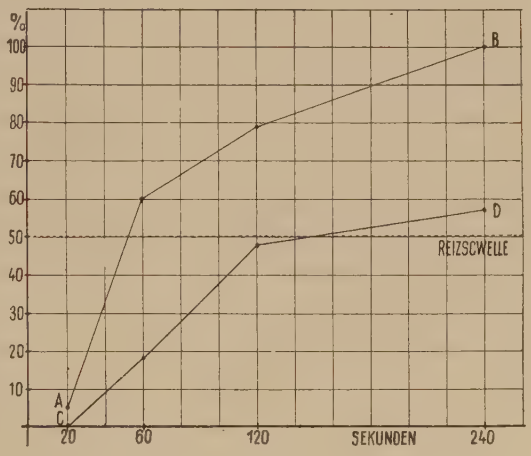

Fig. 2.

Abschnitt III.

Reizschwellenversuche.

1. Das Reizmengengesetz.

Da die Gültigkeit des Produktgesetzes neuerdings von Rao (1925) für die Lichtkeimung der Samen von *Lythrum Salicaria* bestätigt, dagegen von Brauner (1925) für die Lichtbewegungen der Blätter von *Phaseolus multiflorus* und von Oehlkers (1926) für die phototropischen Krümmungen der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* angezweifelt worden ist, schien es mir von nicht geringem Interesse zu untersuchen, ob dieses Gesetz für die Photodinese bei *Vallisneria* gültig ist.

Zunächst prüfte ich die Abhängigkeit der Reaktionsintensität von den zugeführten Lichtmengen, und zwar bei gleichbleibender Lichtintensität durch Verlängerung der Belichtungszeiten.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Der erzielte Reizerfolg ist dort für jeden Einzelversuch angegeben, auch die Anzahl der zu jedem Versuch benutzten Blätter. Zur Übersicht habe ich die Ergebnisse in Tabelle 3 noch enger zusammengefaßt. Der erzielte Reizerfolg ist dort in Prozenten der zu jeder Versuchsgruppe verwendeten Blattzahl berechnet.

Die verwendeten Blätter waren männlichen Pflanzen des Standortes I entnommen. Sie waren zuvor 84—108 Stunden verdunkelt worden. Beobachtet wurde mit einer Messingimmersion. Die Belichtungen wurden mit einer Osram-Nitra-Opallampe (100 Watt, 225 Volt) unter Verwendung von konstantem Gleichstrom des Motorgenerators ausgeführt. In 50 cm Entfernung betrug die Lichtintensität (axial gemessen) 360 MK. Die Intensität des auf die Blätter schräg einfallenden Lichtes wurde, wie üblich, berechnet, da die Blätter wieder im Kreise (Radius 11,15 cm) angeordnet waren, und betrug danach etwa 343 MK. Die Birne wurde bei den Versuchen noch freihängend ohne jegliche Armatur verwendet. Bei Belichtungsbeginn wurde die Lampe mit dem Schalter eingeschaltet, bei Schluß der Belichtung wieder ausgeschaltet. Die Temperatur in der Dunkelkammer betrug 18,5° C.

Tabelle 3 zeigt, daß die Intensität der Reaktion infolge der Reizung mit solchen steigenden Lichtmengen allmählich zunimmt.

Tabelle 2. Lichtintensität = 343 MK.

Belichtungsdauer in Sekunden	Lichtmenge MKS	Datum des Versuches	Zahl der Blätter	Strömungsgrade der gereizten Blätter						Belichtungsdauer in Sekunden	Lichtmenge MKS	Datum des Versuches	Zahl der Blätter	Strömungsgrade der gereizten Blätter					
				r	v	z	s	l	f					r	v	z	s	l	f
5	1715	10. IX. 26	9	8	1					100	34 300	8. IX. 26	6	2	1	1	2		
		11. IX. 26	7	5	1	1						14. IX. 26	6		1	3	2		
		12. IX. 26	6	5	1							15. IX. 26	9	1		2	6		
		13. IX. 26	6	5	1							16. IX. 26	9	1		1	6	1	
10	3430	6. IX. 26	6	5		1				200	68 600	8. IX. 26	6		2	1	3		
		7. IX. 26	5	3	1	1						14. IX. 26	7			1	6		
		8. IX. 26	6	3	1	1	1					15. IX. 26	10	2	1		6	1	
		10. IX. 26	5	3	2					400	137 200	8. IX. 26	6		1	2	2	1	
		11. IX. 26	6	1	3		2					11. IX. 26	6			2	3	1	
		12. IX. 26	6	2	3	1						12. IX. 26	4				2	2	
		13. IX. 26	6	3	1	2						13. IX. 26	6			4		2	
												14. IX. 26	7		1		4	2	
50	17 150	28. VIII. 26	8	4	2	1	1			800	274 400	8. IX. 26	5					3	2
		11. IX. 26	6	2		2	1	1				14. IX. 26	7				1	4	2
		12. IX. 26	6	1	1	2	2					15. IX. 26	7					5	2
		13. IX. 26	6	1	1	2	1	1				16. IX. 26	8			1		4	3
		16. IX. 26	6			2	4			1000	343 000	8. IX. 26	6					3	3
		16. IX. 26	6		1	3	2					13. IX. 26	6					3	3
												15. IX. 26	9					3	6
												16. IX. 26	8					4	4

Tabelle 3. Lichtintensität = 343 MK.

Belichtungsdauer in Sekunden	Lichtmenge MKS	Gesamtzahl der Blätter	% Reizerfolg					
			r	v	z	s	l	f
5	1715	28	**82**	14,4	3,6			
10	3430	40	**50**	27,5	15	7,5		
50	17 150	38	21	13,2	**31,6**	28,9	5,3	
100	34 300	30	13,3	6,7	23,5	**53,2**	3,3	
200	68 600	23	8,8	13,0	8,7	**65,2**	4,3	
400	137 200	29		6,8	27,6	**38,0**	27,6	
800	274 400	27			3,75	3,75	**59,2**	33,3
1000	343 000	29					44,8	**55,2**

Ob die Reizung allein von der absoluten Größe der zugeführten Lichtmengen oder auch von der Zusammensetzung dieser aus Intensität und Belichtungsdauer abhängig ist, konnte natürlich nur eine Variation der Faktoren i (Lichtintensität) und t (Belichtungsdauer) lehren. Ich führte daher Versuchsreihen in dieser Richtung bei konstanter Temperatur (19,5—19,7 ° C) aus, die im folgenden näher beschrieben werden. Sie sind in Tabelle 4 zusammengefaßt.

Das Material stammte von weiblichen Pflanzen des Standortes II, das zuvor 84—108 Stunden lang verdunkelt worden war. Zur Erreichung von vier verschieden hohen Lichtintensitäten benutzte ich zwei Osram-Nitra-Opallampen; eine von 40 Watt 225 Volt, die in 100 cm bezw. 48,5 cm Entfernung von der Unterlage (axial gemessen) eine Helligkeit von 22,5 MK bezw. 90 MK hatte; und eine von 200 Watt 225 Volt, die in 52,1 cm bezw. 25 cm Entfernung von der Unterlage eine Helligkeit (axial gemessen) von 800 MK bezw. 3200 MK hatte. Die Schälchen wurden auf der Unterlage in einem Kreise (Radius 11,15 cm) unter der Lampe angeordnet. Die Intensitäten der auf die Blätter schräg einfallenden Lichter betrugen daher etwa 22,25 MK, 85,5 MK, 765 MK und 2670 MK. Durch Variation der Belichtungsdauern wurden von diesen Intensitäten den Blättern verschieden große Lichtmengen zugeführt.

Zu jedem Versuche wurden durchschnittlich 10 Blätter verwendet. Die Versuche fanden schnell hintereinander statt, so daß vergleichbare Werte zu erwarten waren. Beobachtet wurde mit einer Messingimmersion.

Tabelle 4.

Datum	Temp. °C	Lichtintensität MK	Belichtungsdauer Sek.	Lichtmenge MKS	Anzahl Blätter	Reaktion in %	Reaktionsdurchschnitt %
13. XII. 26	19,7	22,25	40	890	10	10	5,0
15. XII. 26	19,5				10	0	
17. XII. 26	19,5				10	0	
20. XII. 26	19,7				10	10	
20. XII. 26	19,7	22,25	80	1780	10	50	48,5
20. XII. 26	19,7				10	50	
21. XII. 26	19,7				11	54	
21. XII. 26	19,7				10	40	
18. XII. 26	19,7	22,25	160	3560	10	60	71,0
11. I. 27	19,7				10	70	
11. I. 27	19,7				12	83	
12. I. 27	19,6				10	70	
3. XII. 26	19,5	85,5	20	1710	10	20	25,0
3. XII. 26	19,7				10	30	
3. XII. 26	19,5	85,5	40	3420	10	40	56,7
4. XII. 26	19,6				10	60	
4. XII. 26	19,7				10	70	
4. XII. 26	19,7				10	50	
16. XII. 26	19,7				10	50	
16. XII. 26	19,7				10	70	
3. XII. 26	19,5	85,5	60	5130	10	90	83,5
11. I. 27	19,7				9	77	

Datum	Temp. °C	Lichtintensität MK	Belichtungsdauer Sek.	Lichtmenge MKS	Anzahl Blätter	Reaktion in %	Reaktionsdurchschnitt %
6. XII. 26	19,5	765	2,25	1721	10	10	12,0
4. XII. 26	19,7				14	14	
6. XII. 26	19,5	765	4,5	3443	12	25	28,0
6. XII. 26	19,7				11	45	
6. XII. 26	19,7				10	10	
16. XII. 26	19,7				10	40	
16. XII. 26	19,7				10	20	
7. XII. 26	19,5	765	6,75	5164	11	54	56,2
17. XII. 26	19,5				11	63	
9. XII. 26	19,7				10	60	
9. XII. 26	19,6				11	54	
9. XII. 26	19,7				10	50	
4. XII. 26	19,7	2670	1	2670	12	0	0
17. XII. 26	19,5				10	0	
15. XII. 26	19,5	2670	2,25	6008	10	30	25,0
15. XII. 26	19,5				10	20	
12. XII. 26	19,5	2670	4,5	12015	13	61,6	54,4
13. XII. 26	19,7				13	54	
15. XII. 26	19,5				8	62,5	
15. XII. 26	19,5				11	54	
16. XII. 26	19,6				10	40	
10. XII. 26	19,5	2670	6,75	18023	10	70	66,7
10. XII. 26	19,5				10	70	
15. XII. 26	19,5				10	60	

Zur Übersicht bringe ich zwei Beispiele aus meinen Versuchsprotokollen:

9. XII. 26. 10 Blätter ♀, Standort II, 84 Stunden dunkel bei 19,7° C. Belichtet um 11 Uhr, 5164 MKS; i = 765 MK; t = 6,75 Sekunden. Reaktion: 4r; 2v; 4z. Temperatur Wasser 19,7° C.

11. I. 27. 10 Blätter ♀, Standort II, 84 Stunden dunkel bei 19,7° C. Belichtung um 16 Uhr, 3560 MKS; i = 22,25; t = 2 Minuten 40 Sekunden. Reaktion: 3r; 3v; 4z. Temperatur Wasser 19,7° C.

Als Reizschwellen wurden bei diesen Versuchen jene Lichtmengen angenommen, bei denen mindestens 50% der belichteten

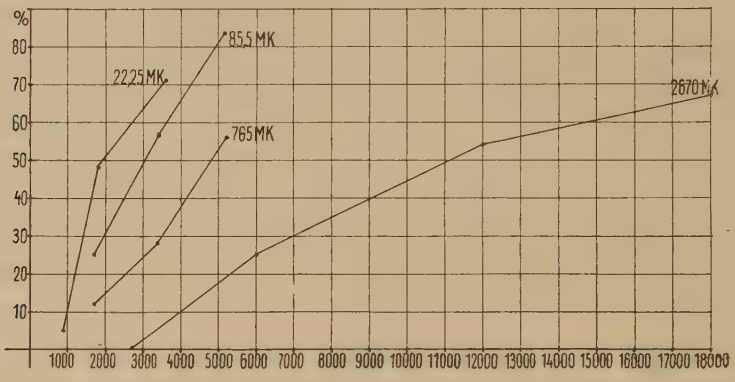

Fig. 3.

Blätter wenigstens den Strömungsgrad v zeigten, weil es mir dadurch möglich war, die Produktregel so nahe wie möglich den Reizschwellen auf ihre Gültigkeit hin zu prüfen; bei allen weiteren Versuchsreihen dagegen wurden als Reizschwellen jene Lichtmengen angenommen, bei denen mindestens 50% aller belichteten Blätter wenigstens den Strömungsgrad z zeigten (so in Tabelle 5 Kolumne B). Das Reaktionsprozent des Versuches vom 11. I. 27 beträgt demnach 70%. In derselben Weise wurden die Reizerfolge für alle Versuche der Tabelle 4 ermittelt. Sie umfaßt die Ergebnisse für die vier verschiedenen Lichtintensitäten. Die Resultate sind in Fig. 3 graphisch dargestellt. Auf der Abszisse sind die Lichtmengen eingetragen, auf der Ordinate die Zahl der reagierenden Blätter in Prozenten der belichteten.

Aus den Angaben dieser Tabelle und Figur sehen wir zunächst das frühere Ergebnis bestätigt, daß für jede einzelne Lichtintensität die Zahl der reagierenden Blätter bei zunehmender Belichtungsdauer, also Lichtmenge größer wird. Betrachten wir als Beispiel eine Lichtintensität von 85,5 MK: Bei 1710 MKS beträgt die Zahl der reagierenden Blätter 25%, bei 3420 MKS 56,7% und bei 5130 MKS 83,5%. Entsprechendes sehen wir für die anderen untersuchten Lichtintensitäten.

Betrachten wir weiter für alle Lichtintensitäten jene Lichtmengen, bei denen die Reizschwelle eben überschritten wird, d. h. $\pm$ 50% der Blätter die ersten Anfänge der Reaktion zeigen, und zugleich die Präsentationszeiten. Für 22,25 MK ist das bei 1780 MKS (80 Sekunden Belichtungsdauer), für die übrigen Intensitäten aufeinanderfolgend bei 3420 MKS (40 Sekunden), 5164 MKS (6,75 Sekunden) und 12015 MKS (4,5 Sekunden) der Fall. Nach dem Reizmengengesetz ist die Reizschwelle nur von der Lichtmenge, aber nicht von ihrer Zusammensetzung abhängig. Meine Versuche zeigen das Gegenteil. Aus ihnen sehen wir nämlich, daß schwache Lichtintensitäten (22,25 MK) bei kleinerer Lichtmenge (1780 MKS) imstande sind, die Blätter ebenso zu reizen wie hohe Lichtintensitäten (2670 MK) bei höherer Lichtmenge (12015 MKS). Bei den vier Intensitäten 22,25; 85,5; 765 und 2670 MK ist das Verhältnis der Lichtmengen, die annähernd gleiche Reizerfolge erzielen, 1780 : 3420 : 5164 : 12015, d. h. 1 : 1,9 : 2,9 : 6,8. Nach dem Reizmengengesetz müßte das Verhältnis dieser Lichtmengen aber 1 : 1 : 1 : 1 sein. Die Reizschwelle ist also nicht allein von der zugeführten Lichtmenge abhängig, sondern die Energiedichte (Lichtintensität) des Reizes ist von ausschlaggebender Wirksamkeit. Auch die Präsentationszeiten entsprechen infolgedessen natürlich den Anforderungen des Reizmengengesetzes nicht. Sie sind ja für 22,25 MK (1870 MKS) 80 Sekunden; 85,5 MK (3420 MKS) 40 Sekunden; 765 MK (5164 MKS) 6,75 Sekunden; 2670 MK (12015 MKS) 4,5 Sekunden. Sie sollten dagegen nach dem Gesetz, falls man für 22,25 MK (1780 MKS) die Zeit 80 Sekunden bestehen läßt, sein:

für	22,25	MK	80	Sekunden,
„	85,5	MK	20,8	„
„	765	MK	2,3	„
„	2670	MK	0,67	„ .

Betrachten wir ferner für die verschiedenen Lichtintensitäten die Zahl der Blätter, die bei einer Lichtmenge von 2670 bis 3560 MKS reagieren. Sie beträgt für 22,25 MK 71%, für die anderen Lichtintensitäten aufeinanderfolgend 56,7%; 28,0% und ca. 0%. Diese Zahlen stehen im Verhältnis 8 : 6 : 3 : 0. Nach der Produktregel müßte das Verhältnis aber wieder 1 : 1 : 1 : 1 sein. Wir finden abermals eine starke Abweichung, so daß das Reizmengengesetz sich hier selbst für eine relativ kleine Lichtmenge nicht bewährt.

In den oben angeführten Versuchen trifft die Produktregel it = constans in keinem Falle zu, selbst für solche Reize nicht, die in weniger als 50% der Versuchsblätter die ersten Anfänge der Reaktion bewirkten. Die Unterschiede machen nicht weniger als 680% zwischen der kleinsten und größten Lichtstärke aus. Daß sie lediglich auf möglichen Fehlern der Belichtungsmethodik beruhen könnten, halte ich für völlig ausgeschlossen. Ich habe ja früher (vgl. S. 89) solche denkbaren Fehler bis zu 10% eingeschätzt. Daß sie wesentlich größer sind, glaube ich nicht. Ebensowenig werden die Unterschiede mit den zweifellos vorhandenen großen Variationen in der Empfindlichkeit der Blattstücke verständlich.

Zur Kritik der Belichtungsmethodik sei aber noch erwähnt, daß Brauner (1925, S. 780) es nicht für ratsam hält, verschiedenkerzige Lampen, wenn auch für gleichgroße Spannungen, zu gebrauchen, da eine hochkerzige Birne relativ mehr kurzwellige Strahlen aussendet als eine niederkerzige. Diese Angabe kam mir erst nach Beendigung der obigen Versuche zur Kenntnis. Rao (1925, S. 252) benutzte wie ich mehrere Lampen zur Erzielung verschiedener Intensitäten und konnte trotzdem die Gültigkeit der Produktregel für die Lichtkeimung der Samen von *Lythrum Salicaria* bestätigen. Immerhin ist ein Versuchsfehler nicht zu leugnen; da sich aber bei meinen Untersuchungen zeigte, daß auch annähernd gleiche Reizmengen verschiedener Intensitäten ein und derselben Lampe nicht imstande waren, gleiche Reizerfolge zu bewirken, sah ich jene Fehlerquellen nicht als beachtenswert an.

In den bisher besprochenen Versuchen war ferner das Aufglühen der Lampen nicht in Betracht gezogen worden. Da bei den höheren Intensitäten sehr kurze Belichtungszeiten nötig waren, war anzunehmen, daß die Lampe in diesen kurzen Zeiten vielleicht noch nicht ihre volle Helligkeit erreichte; allerdings könnte das Abglühen der Lampe bei der Unterbrechung des Stromkreises da-

für eine Kompensation bedingen. Bei Rao (S. 252) finde ich darüber keine Angaben. Ich entnehme seiner Arbeit, daß er keinen Blendenverschluß, dabei aber doch Belichtungszeiten von 1 Sekunde und darunter verwendete. Um die Fehlerquelle auszuschalten, verbesserte ich meine Versuchsanordnung weiterhin in der Weise, daß die Lampe in einen Kasten mit automatischem Blendenverschluß eingebaut wurde. Vor jeder Belichtung ließ ich die Lampe zunächst 5 Minuten lang brennen, damit sie ihre volle Helligkeit und Temperatur erreichte. Nunmehr führte ich die folgende Versuchsreihe aus. Es wurden wieder weibliche Blattstücke von Standort II benutzt; die Temperatur in der Dunkelkammer betrug 19,2—19,3° C. Als Lichtquelle dienten zwei Osram-Nitra-Opallampen, eine von 40 Watt 225 Volt, die in 93,5 cm Entfernung von der Unterlage eine Helligkeit (axial gemessen) von 22,5 MK, und eine von 200 Watt 225 Volt, die in 22,3 cm Entfernung von der Unterlage eine Helligkeit (axial gemessen) von 3200 MK hatte. Die Blätter wurden wieder im Kreise (Radius 11,5 cm) unter der Lampe angeordnet; daher betrugen die Intensitäten der auf die Blätter schräg einfallenden Lichtintensitäten etwa 22,2 MK bezw. 2560 MK.

Die Resultate sind in Tabelle 5 zusammengestellt. In den Kolumnen A (unter Reizerfolg in %) ist die Zahl der reagierenden Blätter wie in der vorausgehenden Versuchsreihe (vgl. Tabelle 4) berechnet.

Tabelle 5.

22,2 Meterkerzen					2560 Meterkerzen				
Belichtungszeit in Sekunden	Lichtmenge MKS	Anzahl Blätter	Reizerfolg in %		Belichtungszeit in Sekunden	Lichtmenge MKS	Anzahl Blätter	Reizerfolg in %	
			A	B				A	B
80	1776	30	47,5	10,0	2,25	5760	30	26,7	3,3
160	3552	30	78,0	26,7	4,5	11520	30	56,7	20,0
240	5328	30	90,0	56,7	6,75	17280	32	69,0	31,0
320	7104	32	95,0	68,5	9,0	23040	30	80,0	57,0
					11,25	28800	30	90,0	72,0

In den Kolumnen B dagegen nahm ich jene Lichtmenge als Schwellenwert an, bei der $\pm$ 50% der Blätter mindestens den Strömungsgrad z erreicht hatten; diese Berechnungsweise erlaubte mir eine klarere Beurteilung der Reizerfolge. Für jede verwendete

Lichtmenge wiederholte ich den Versuch dreimal, und zu jedem Einzelversuch wurden durchschnittlich 10 Blätter benutzt.

Betrachten wir in Tabelle 5 beide Lichtintensitäten: Für 22,2 MK ist der Reizerfolg bei 1776 MKS 47,5% und für 2560 MK bei 11520 MKS 56,7%. Durch diese beiden ungleichen Reizmengen wird annähernd derselbe Reizerfolg erzielt. Das Verhältnis dieser beiden Lichtmengen ist 1776 : 11520 = 1 : 6,5. Auch dieses Ergebnis zeigt eine starke Abweichung vom Reizmengengesetz, und zwar eine solche von nicht weniger als 650%, wie wir auch sonst noch aus Tabelle 5 sehen können.

Die Ergebnisse der Tabelle 4 gleichen jenen der Tabelle 5 nicht. Hier wurde die technisch vollkommenere Belichtungsmethode verwendet. Das Aufglühen der Lampe scheint wirklich einen Fehler zu bedingen, da bei einer Belichtungsdauer von 4,5 Sekunden (Tab. 4) mit 2670 MK (**12015** MKS) ein Reizerfolg von 54,4%, dagegen (Tab. 5) mit 2560 MK (**11520** MKS) ein solcher von 56,7% erzielt wurde. Bei der gleichen Belichtungsdauer wird also in Tab. 5 durch eine schwächere Lichtintensität (2560 MK) ein gleich großer Reizerfolg erzielt, wie in Tab. 4 durch eine höhere Lichtintensität (2670 MK). Diese Differenz, die ca. 5% beträgt, muß wohl dem Aufglühen der Lampe zugeschrieben werden, insofern diese bei den kurzen Belichtungszeiten (Tab. 4) noch nicht ihre volle Helligkeit erreicht hatte. Der durch das Aufglühen der Lampe entstehende Fehler kann aber die großen Abweichungen meiner Zahlenwerte vom Reizmengengesetz nicht erklären, da auch die Unterschiede der Tabelle 5 noch immer bis 650% betragen. Gleichwohl wird es sich bei sehr kurzen Belichtungszeiten stets empfehlen, Gebrauch von einem Irisblendenverschluß zu machen.

Meine Feststellung, daß die Reizschwelle nicht allein von der zugeführten Lichtmenge, sondern auch von der Energiedichte (Intensität) des einwirkenden Lichtes abhängig ist, und zwar derart, daß durch geringe Lichtintensitäten, die längere Zeit einwirken, ein größerer Reizerfolg erzielt wird, d. h. mehr Blätter reagieren, die Präsentationszeiten also relativ kürzer sind, als in hohen Intensitäten, die entsprechend kürzere Zeiten einwirken, stimmt nun völlig mit den Ergebnissen derjenigen Forscher überein, die neuerdings die Gültigkeit des Reizmengengesetzes auch für Schwellenreizungen bestritten haben: So von Brauner (1925) für die Lichtbewegungen von *Phaseolus*-Blättern und von Oehlkers (1926) für den Phototropismus der Sporangienträger von *Phyco-*

myces. Man wird daraus schließen müssen, daß der Lichtintensität bei ganz verschiedenartigen Reaktionen eine andere Bedeutung zukommt, als in dem sogenannten Reizmengengesetz zum Ausdruck kommt.

Gegen die Beweiskraft meiner Belichtungsversuche könnte man vielleicht den Einwand geltend machen, daß es doch nach meinen eigenen Ausführungen (vgl. S. 96) zweifelhaft sei, ob ich eigentliche Schwellenbestimmungen gemacht habe: mußte ich doch darauf hinweisen, daß der Beginn der Chloroplastenbewegung wahrscheinlich nicht den allerersten Beginn der Zytoplasmaströmung überhaupt, also den ersten Beginn der Reizreaktion anzeigt. Insofern aber, als ich die Reizmengen bestimmt habe, welche die ersten Anfänge der Chloroplastenbewegung hervorrufen, habe ich doch die Schwellen für diesen Vorgang ermittelt, und eben für sie gilt das Reizmengengesetz nicht. Genau so bestimmt man die Schwellen für die phototropischen und anderen Lichtkrümmungen, wobei doch auch im Zweifel bleiben muß, wie weit der Beginn der sichtbaren Krümmung mit dem Beginn der Reizreaktion überhaupt zusammenfällt, da diesen sichtbaren Krümmungen ja doch auch unsichtbare oder jedenfalls bisher nicht sichtbar gemachte Reaktionsprozesse vorausgehen können. Zudem hat ja Oehlkers (1926) für die phototropischen Krümmungen von *Phycomyces* nachgewiesen, daß das Reizmengengesetz wie für die ersten Phasen der Krümmung, d. h. die Reizschwelle des Krümmungsbeginnes, so auch für die späteren nicht gilt.

Bei den groben Abstufungen der von mir benutzten Lichtmengen war es mir natürlich nicht möglich, in dem Reizerfolg solche periodische Schwankungen festzustellen, wie sie Brauner (1925) bei *Phaseolus* fand. Ob solche überhaupt vorkommen, darüber werden erst eingehende Untersuchungen mit sorgfältig abgestuften Lichtmengen Aufschluß bringen können.

Aus den in diesem Abschnitt beschriebenen Versuchen geht zur Genüge hervor, wie kleine Lichtmengen noch imstande sind, in weitgehend dunkel adaptierten Blättern Strömung hervorzurufen: fand ich doch für eine Lichtintensität von etwa 22,2 MK eine Präsentationszeit von nur 80 Sekunden. Man sieht ferner, daß zwar in Übereinstimmung mit Fittings Befunden die Belichtung eine gewisse Zeit andauern muß, um Strömung auszulösen, daß aber die Präsentationszeiten doch recht klein sind, z. B. für eine Lichtstärke von etwa 2670 MK nur ungefähr 4,5 Sekunden betragen.

Es wird sich später zeigen, daß sogar noch weit geringere Lichtintensitäten als 22,2 MK bei hinreichend langer Einwirkung Strömung hervorrufen können. Weiter habe ich gefunden, daß plötzliche kleine Lichtschwankungen verhältnismäßig viel stärker wirken als große Schwankungen. Auch zeigen meine Versuche, daß doch auch für den Reizvorgang der Photodinese die Präsentationszeiten viel kleiner sind als die Reaktionszeiten, wie es wohl allgemein der Fall ist: Die Reaktionszeiten betragen nämlich bei hohen Lichtintensitäten mindestens etwa 5 Minuten.

Die Lichtempfindlichkeit der *Vallisneria*-Blätter ist also tatsächlich recht groß. Daher muß bei allen Untersuchungen über Plasmaströmung der Einfluß jeglichen Lichtes möglichst ausgeschaltet werden, soweit dieser Faktor nicht das Ziel der Untersuchung ist.

Verständlich wird nach den Ergebnissen meiner Versuche die Tatsache, daß die mikroskopische Voruntersuchung der Blätter keine Strömung weckt. Ich habe mich gleich Fitting davon so oft überzeugt, daß daran ein Zweifel nicht möglich ist. Bei dieser Voruntersuchung fielen von einer 90 MK Lichtquelle bei etwa 30 Sekunden Belichtung ja weit weniger als 2700 MKS auf jede Zelle, da die Küvette mit der himmelblauen Kupferoxydammoniaklösung viel Licht absorbiert. Die Reizschwelle für die Chloroplastenbewegung fand ich aber bei Anwendung einer Lichtstärke von 80—90 MK erst in etwa 3420 MKS und zwar mit einer Präsentationszeit von 40 Sekunden. Daraus würde also hervorgehen, daß die Reizschwelle bei der Voruntersuchung nicht erreicht wird, zumal sie nicht in weißem, sondern in dem, wie wir später sehen werden, viel schwächer wirksamen bläulichen Lichte stattfand. Auffällig bleibt jedoch, daß auch ziemlich weitgehende Verlängerung der mikroskopischen Belichtung der Blattstücke mit einer Lampe der angegebenen Kerzenstärke hinter der Küvette keine Strömung auslöst. So kurze Belichtung des Blattstückes mit bläulichem Lichte wie bei der mikroskopischen Voruntersuchung scheint nicht einmal Zytoplasmaströmung ohne Beteiligung der Chloroplasten zu wecken, obwohl ich solche in weißem Lichte und Belichtung von oben bereits bei Zufuhr von 445 MKS (22,25 MK) öfters gesehen habe. Entweder schwächt also die Farblösung in der Küvette die wirksamen Lichtstrahlen und überhaupt die Lichtintensität schon so sehr ab, daß die Mikroskopierlampe bei solchen Belichtungen als Reizquelle nicht mehr in Betracht kommt, oder es spielen bei

der Belichtung sehr kleiner Blattbezirke zumal von unten, wie eben bei der mikroskopischen Untersuchung, noch Faktoren eine Rolle, die bei der Belichtung der ganzen Blattstücke von oben wegfallen. Zu bedenken ist ja, daß bei der mikroskopischen Belichtung von unten auch innerhalb der Blätter durch Absorption der Lichtstrahlen eine sehr starke Lichtabschwächung stattfinden muß, zumal hauptsächlich die wenig wirksamen grünen Lichtstrahlen hindurchgehen.

2. Präsentationszeiten in Tageslicht.

Fitting (1925) beobachtete, daß es in Tageslicht ziemlich langer Belichtungsdauern (in Sonnenlicht wohl 1 Minute) bedarf, um in ruhigen Blattstücken Rotation hervorzurufen. Da aber nach meinen Beobachtungen schon eine relativ kleine Menge künstlichen Lichtes genügt, um Rotation zu wecken, so schien es mir wichtig, die Beobachtungen Fittings weiter auszubauen.

Um einen möglichst klaren Überblick zu bekommen, führte ich die Versuche zu verschiedenen Tageszeiten im Freien und zwar in hellem diffusem Tageslicht sowie in direktem Sonnenlicht aus; auch wurden sie über einige Monate ausgedehnt, da bekanntlich die Zusammensetzung des Tageslichtes von der Jahres- und Tageszeit stark abhängig ist.

Die Belichtungen fanden durchweg im Freien an der Westseite des Versuchslaboratoriums des botanischen Gartens statt. Die Schälchen wurden auf einer mit schwarzem Tuch bekleideten Unterlage, mit einem Blechgehäuse überdeckt, an den Belichtungsort gebracht, das Gehäuse rasch entfernt und die Belichtungsdauer mit Stoppuhr gemessen. Nach Ablauf dieser Zeit wurden die Schälchen wieder zugedeckt und in die Dunkelkammer gebracht. 25 Minuten nach Beginn der Reizung wurde damit begonnen, die Blätter auf Strömung zu untersuchen, und zwar benutzte ich zum Teil eine Messingimmersion, zum Teil eine Immersion mit Porzellanmantel und Goldfassung der Frontlinse (vgl. Fitting, 1927a). Die Blätter vom Standort II waren zuvor 84 bezw. 108 Stunden lang bei annähernd konstanter Temperatur verdunkelt gewesen.

Bei der Belichtung waren kleine Temperaturschwankungen nicht zu vermeiden. Da aber die Belichtungsdauern 5 Minuten nicht überschritten und sich das Wasser in den Schälchen während dieser Zeit selbst in Sonnenlicht kaum erwärmte, war eine Beein-

flussung der Reaktion durch solche Temperaturschwankungen nicht zu befürchten.

Tabelle 6 gibt die Ergebnisse der mit diffusem Tageslicht ausgeführten Versuche wieder. Selbstverständlich war das Licht bei den Versuchen nicht gleich stark, so daß bei gleichen Belichtungszeiten die erzielten Reizerfolge nicht gleichmäßig ausfallen konnten. In der letzten Kolumne der Tabelle 6 ist der Reizerfolg in Prozenten ausgedrückt, als Reizschwelle wurde wiederum der Strömungsgrad z in $\pm$ 50% der belichteten Blätter angenommen.

Tabelle 6.

Datum des Versuches	Tageszeit	Temp. °C	Belichtungsdauer in Sekunden	Anzahl der gereizten Blätter	Reizerfolg							Reizerfolg in %
					r	v	z	s	l	f	Verlagerung d. Chloroplasten	
10. XII. 26	16^{00}	19,0	5	34	9	6	1				—	2,8
16. II. 27	14^{30}	19,0			3	3					—	
25. III. 27	14^{45}	19,5			4	2					—	
28. III. 27	15^{00}	19,5			3	3					—	
11. XII. 26	11^{20}	19,0	10	40		1	6	1			schwach	57,5
16. II. 27	14^{35}	19,0			2	1	2				„	
25. III. 27	14^{50}	19,5			2	2	2				„	
28. III. 27	15^{10}	19,5				4	2	3			„	
30. III. 27	11^{30}	19,5			1	4	3	4			„	
16. II. 27	14^{40}	19,0	30	17		1	2	2			schwach	76,5
24. III. 27	16^{30}	19,5				1	3	2			„	
25. III. 27	14^{55}	19,5				2	2	2			„	
21. XII. 26	10^{40}	19,7	60	50			1	3			stark	92
13. I. 27	11^{00}	19,8				1	4	6	1		„	
16. II. 27.	14^{50}	19,0				1	1	8			„	
24. III. 27	16^{35}	19,5						3	3		„	
25. III. 27	15^{00}	19,5					3	3			„	
30. III. 27	11^{00}	19,5				2	2	8			„	
29. III. 27	12^{00}	19,5	150	8				4	1	3	sehr stark	100
16. II. 27	15^{50}	19,0	300	14				2	6		stark	100
30. III. 27	17^{00}	19,5						2	3	1	„	

Aus der Tabelle 6 sehen wir, daß die Präsentationszeit mit 5 Sekunden noch nicht erreicht ist; vielmehr macht sich alsdann erst eine geringe Unruhe in den Mesophyllzellen bemerkbar. Bei 10 Sekunden ist sie dagegen bereits erreicht und sogar überschritten.

Auch macht sich der Anfang einer Chloroplastenverlagerung in den Epidermiszellen bemerkbar. Bei weiterer Verlängerung der Belichtungszeiten nimmt die Größe der Reaktion zu.

Für diffuses Tageslicht beträgt die Präsentationszeit bei meinen Versuchen also etwa 10 Sekunden.

Die Ergebnisse der Versuche mit Sonnenlicht sind in Tabelle 7 wiedergegeben. Sie gleichen im wesentlichen denen der Tabelle 6, nur sind bei gleichen Belichtungsdauern die Reizreaktionen den höheren Lichtintensitäten entsprechend intensiver. Die Präsentations-

Tabelle 7.

Datum des Versuches	Tageszeit	Temp. °C	Belichtungsdauer in Sekunden	Anzahl der gereizten Blätter	Reizerfolg							Reizerfolg in %
					r	v	z	s	l	f	Verlagerung d. Chloroplasten	
13. XII. 26	12^{00}	19,7			5	7	3				schwach	
26. III. 27	15^{30}	19,5	5	34	2	3	5	2			„	41,2
28. III. 27	11^{15}	19,5			2	1	4				„	
25. III. 27	11^{15}	19,5				1	3	2			stark	
26. III. 27	15^{30}	19,5				1	2	5			„	
28. III. 27	11^{17}	19,5	10	33			2	5			„	94,0
30. III. 27	11^{30}	19,5					2	7	3		„	
21. XII. 26	12^{00}	19,6					1	3			stark	
25. I. 27	15^{00}	19,0					3	2			„	
24. III. 27	16^{35}	19,5	30	27				2	4		schwach	100
25. III. 27	15^{35}	19,5						3	3		stark	
28. III. 27	11^{30}	19,5						3	3		„	
21. XII. 26	11^{30}	19,6						3	1		stark	
25. I. 27	15^{05}	19,0	60	21			1	4			„	100
24. III. 27	16^{40}	19,5							4	2	„	
29. III. 27	15^{40}	19,5						2	4		„	
21. XII. 26	11^{20}	19,6						1	3		sehr stark	
25. I. 27	15^{15}	19,0	150	21				3	2		„	100
29. III. 27	15^{30}	19,5						2	4	6	„	
21. XII. 26	11^{00}	19,6	300	11					4		sehr stark	100
25. I. 27	15^{25}	19,0						1	4	2	„	

zeit ist bei einer Belichtungsdauer von 5 Sekunden noch nicht ganz erreicht; allerdings schwanken die Durchschnittswerte der Versuche stark, was wohl hauptsächlich den unvermeidlichen Schwankungen der Intensität des einstrahlenden Sonnenlichtes zuzuschreiben ist.

Meine Ergebnisse stimmen mit denen Fittings (1925, S. 307) nicht überein. Fitting fand, allerdings nur in wenigen orientierenden Versuchen, daß an trüben September- und Oktobertagen $^1/_4$—8 Minuten lange Belichtung im Zimmer am Nordwestfenster meist noch nicht genügte, Rotation hervorzurufen. An hellen Tagen dagegen bewirkte an gleicher Stelle 3 Minuten lange Belichtung noch keine, 6 Minuten lange Belichtung in vereinzelten bis zerstreuten Zellen Strömung. Am Südostfenster genügte 1 Minute, um in manchen Blättern Strömung auszulösen; durch Sonnenlicht wurde in derselben Zeit (eine kürzere wurde nicht berücksichtigt) zerstreute oder „ziemlich viel" Rotation ausgelöst. Allerdings reagierten seine Blätter sehr ungleichmäßig. Ob die augenscheinliche schwächere Wirkung in diesen Versuchen darauf beruht, daß Fittings Versuchsblätter nicht ganz dunkel adaptiert und zuvor auch nicht ganz dunkel gehalten waren oder daß sie aus sonstigen Gründen viel weniger empfindlich waren als die meinigen, ist nicht zu übersehen. Fittings hohe Präsentationszeiten in Tageslicht mögen aber ihre Ursache auch darin haben, daß die Versuche zum Teil im Zimmer am Fenster ausgeführt wurden. Selbstverständlich ist die Lichtintensität hier schwächer und mit der im Freien nicht vergleichbar.

Abschnitt IV.

Versuche mit intermittierender Belichtung.

Im Anschluß an die Untersuchung der Gültigkeit des Reizmengengesetzes bei kontinuierlicher Beleuchtung ergab sich die Frage, inwiefern intermittierendes Licht dem kontinuierlichen in der Wirksamkeit gleicht. Daß unterschwellige Lichtreize bei wiederholter Reizung sich summieren können, hat Fitting (1925) gezeigt. Im Anschluß an seine entsprechenden Beobachtungen sagt er aber: „Es sieht also so aus, als ob intermittierendes Licht etwas weniger wirksam wäre als kontinuierliches". Es bedarf zur Klärung dieser Frage aber exakterer Versuche. Ich führte solche aus, deren Ergebnisse in Tabelle 8 summarisch wiedergegeben sind. Untersucht wurde die Wirkung intermittierender unterschwelliger Lichtreize bei der konstanten Temperatur 19,5° C.

Die Belichtungen wurden mit der oben beschriebenen Apparatur ausgeführt, so daß Hell- und Dunkelperioden durch Öffnen bezw. Schließen des Blendenverschlusses erzielt wurden. Nach

jedem Versuch mit intermittierendem Licht wurde ein Vergleichsversuch mit kontinuierlichem Lichte gemacht, um Vergleichswerte zu erhalten. Als Lichtquelle diente eine Osram-Nitra-Opallampe (40 Watt 225 Volt), die in 93,5 cm Entfernung von der Unterlage eine Intensität (axial gemessen) von 22,5 MK hatte. Da die Blätter wieder im Kreise (Radius 11,15 cm) unter der Lampe angeordnet waren, betrug die Intensität des schräg auf die Blätter einfallenden Lichtes etwa 22,2 MK. Die Blattstücke stammten wiederum von Standort II und waren bei 19,5° 84—108 Stunden lang zuvor verdunkelt worden. Beobachtet wurde mit einer Stahlimmersion.

In Vorversuchen zeigte sich, daß entsprechend meinen früheren Bestimmungen (Schwelle 1780 MKS) bei 1332 MKS, d. h. durch die während einer Lichtperiode von 1 Minute zugeführte Lichtmenge, die Reizschwelle der Blätter noch nicht erreicht wurde.

Die Hauptversuche wurden so ausgeführt, daß gleiche Lichtmengen, durch verschieden lange Dunkelperioden unterbrochen, geboten wurden. Die Summe der Lichtmengen der einzelnen Lichtperioden ist gleich der Lichtmenge bei kontinuierlicher Belichtung, und diese beträgt 5328 MKS. Für jeden Versuch wurden ca. zehn Blätter benutzt, und jeder wurde 2—3mal wiederholt. Als Reizschwelle wurde die Lichtmenge angenommen, bei der $\pm$ 50% der belichteten Blätter mindestens den Strömungsgrad z erreichten.

Tabelle 8.

Lichtintensität = 22,2 MK.

Temperatur °C	Intermittierendes Licht: Lichtperioden-Zahl	Einzelne Lichtperioden	Dunkelperioden	Zahl der belichteten Blätter	Zahl der reagierenden Blätter: r	v	z	s	%	Dauerbelichtung	Zahl der belichteten Blätter	Zahl der reagierenden Blätter: r	v	z	s	%
19,5	4	1 Min.	1 Min. (1 : 1)	32	1	4	9	18	84,4	4 Min.	17		2	4	11	88,2
19,5	4	1 Min.	2 Min. (1 : 2)	36	4	3	10	19	83,3	4 Min.	16	1	5	10		93,8
19,5	8	$^1/_2$ Min.	2 Min. (1 : 4)	32	3	11	10	8	56,2	4 Min.	30	2	3	10	15	83,3
19,5	8	$^1/_2$ Min.	4 Min. (1 : 8)	20	9	7	4		20,0	4 Min.	15		2	6	7	86,7

Aus Tabelle 8 folgt:

1. daß intermittierende Belichtung mit dem Verhältnis Lichtperiode zu Dunkelperiode = 1 : 1 und 1 : 2 ebenso wie

kontinuierliche Belichtung wirkt; da gleichgroße Reizerfolge erzielt werden, summieren sich also die Reize ohne Abschwächung;

2. daß intermittierende Belichtung mit dem Verhältnis Lichtperiode zu Dunkelperiode = 1 : 4 schon schwächer als kontinuierliche Belichtung wirkt;
3. daß bei intermittierender Belichtung vom Verhältnis Lichtperiode zu Dunkelperiode = 1 : 8 kaum mehr Summierung der Einzelreize stattfindet, sofern deren Summe nur 4 Minuten beträgt.

Wie weit eine Summierung bei weiterer Fortsetzung der intermittierenden Reizung sowie bei weiterer Verlängerung der Dunkelpausen noch erfolgt, habe ich nicht untersucht.

Bei Betrachtung der Tabellen 5 (Kolumne B) und 8 fällt auf, daß die Zahl der reagierenden Blätter bei identisch zusammengesetzten Reizmengen verschieden groß ist. Obwohl das Material dem gleichen Standort entnommen worden war, haben wir mit 22,2 MK und 5328 MKS in Tabelle 5 einen Reizerfolg bei 56,7 % der Blätter, in Tabelle 8 dagegen bei 83,3—93,8 %; ein deutlicher Unterschied in der Lichtempfindlichkeit der Blätter. Wodurch diese Differenz bedingt wird, vermag ich nicht zu sagen. Vielleicht ist die Ursache hierfür in der verschiedenen Jahreszeit zu suchen; die Versuche der Tabelle 5 sind im Februar, die der Tabelle 8 dagegen im Mai, wo erneutes Wachstum der Pflanzen begann, gemacht worden.

Abschnitt V.

Einwirkung der Strahlen verschiedener Wellenlänge.

Wie in der Einleitung schon hervorgehoben wurde, sind die bisherigen Ergebnisse über die Wirkungen einfarbigen Lichtes auf die Protoplasmarotation von *Vallisneria* (und *Elodea*) recht widerspruchsvoll ausgefallen. Es fehlt den bisherigen Versuchen eine hinreichend exakte Methodik. Anch können klare Aufschlüsse nur durch die Bestimmung der Reizschwellen gewonnen werden; solche fehlen aber bisher ganz.

1. Versuchsmethodik.

Zu diesen Versuchen hätte ich gerne spektral zerlegtes Licht benutzt, da solches zweifellos die klarsten Ergebnisse hätte geben

müssen. Jedoch mußte davon aus Mangel an Zeit und ausreichender Apparatur abgesehen werden. Um die Blattstücke mit möglichst kleinem Spektralbezirk zu belichten, wäre natürlich ein sehr breites Spektrum durch starke Dispersion des Lichtes nötig, in einem solchen aber die Lichtintensität sehr stark abgeschwächt gewesen; das Prisma hätte sich nämlich in recht großer Entfernung von den Versuchsexemplaren befinden müssen. Eine gleichwohl brauchbare Versuchsanordnung stand mir nicht zur Verfügung. Deshalb benutzte ich Gelatine-Farbfilter, geliefert von der Lifa Filter Gesellschaft Augsburg. Die Filter waren zwischen Spiegelglasplatten mit Canadabalsam aufgezogen. Die Wellenlängen und die Energiewerte des durchgelassenen Lichtes (Tabelle 9) wurden im Physikalischen Institut der Universität Bonn bestimmt. Den Assistenten dieses Instituts Herrn Privatdozenten Dr. Frerichs und Herrn Dr. Dreisch bin ich für ihre Hilfe und Ratschläge bei diesen und anderen Versuchen zu großem Dank verpflichtet. Die Filter lassen bei relativ großer Helligkeit nur engbegrenzte Spektralbezirke hindurch, wie ich durch genaue Untersuchung mittels Spektroskops festgestellt habe. Außer diesen Spektralbereichen gehen freilich noch ultrarote Strahlen und zwar etwa entsprechend 50% der durchgelassenen Energie hindurch, und durch die Filter 200b, 200a auch noch Spuren dunkelrote. Letztere konnten mit dem Spektroskop nicht entdeckt werden, sondern nur beim Übereinanderhalten der dunkelroten und blauen oder grünen Filter vor eine helle Lichtquelle, die alsdann schwach rot erschien. Verglichen mit den anderen durchgelassenen Lichtstrahlen ist diese Spur Rot nicht beachtenswert, so daß sie bei den Versuchen nicht störend wirken konnte.

Um quantitative Vergleichsversuche mit diesen Filtern von qualitiv und quantitativ verschiedener Durchlässigkeit anstellen zu können, mußte das durch sie hindurchgehende Licht unbedingt auf gleiche Intensität gebracht werden. Dazu wurde die relative durchgelassene Energie eines jeden Filters mit einer Thermosäule bestimmt. Alsdann wurden die Filter auf gleiche Intensität abgestimmt.

Die hierbei verwendete Versuchsanordnung soll durch die Fig. 4 verständlich gemacht werden. Als Lichtquelle diente eine Osram-Nitra-Opallampe 200 Watt 225 Volt *(L)*, die durch die Akkumulatorenbatterie *(B)* gespeist wurde. Die Birne hatte in 50 cm Entfernung eine Helligkeit (axial gemessen) von 850 MK. In dem Stromkreis der Lampe befanden sich:

1. ein empfindliches Normal-Ampèremeter *(A)*, das ich bei den früheren Versuchen schon benutzt hatte,

2. ein Schalthebel *(S)*,

3. ein Schiebewiderstand *(C)*, mit dem die Stromstärke bei diesen Messungen auf 0,84 Ampère konstant gehalten wurde; folglich brannte die Lampe dauernd mit konstanter Helligkeit und Energieverteilung.

Auch bei den Versuchen mit den *Vallisneria*-Blättern wurde diese Stromstärke von 0,84 Ampère konstant beibehalten; ferner wurde dabei auch die Lampe, womit die Messungen ausgeführt waren, benutzt, so daß die ermittelten Energiewerte des durchgelassenen Lichtes dieser Lampe für jedes Filter Gültigkeit behielten. Vor der Lichtquelle befand sich eine mit Wasser gefüllte Kühlküvette

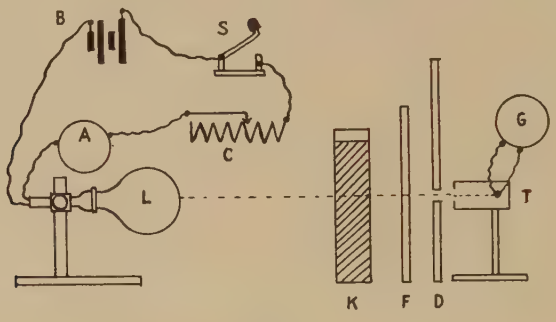

Fig. 4.

(K) von 30 mm Schichtdicke zur Abschwächung der Wärmestrahlen, dahinter das zu messende Filter *(F)*, ferner eine Blende *(D)* und endlich eine Rubenssche Thermosäule *(T)*, welche mit einem Galvanometer *(G)* verbunden war. Die Säule bestand aus 16 Elementen; das Galvanometer war ein Drehspuleninstrument; seine Empfindlichkeit betrug 10^{-8} Ampère, der innere Widerstand ca. 1,72 Ohm. Die Lampe war während aller Messungen 40 cm von dieser Säule entfernt. Der Ausschlag des Galvanometers wurde mit einem Fernrohr abgelesen: Er ist der auf die Thermosäule einfallenden Energie und deshalb auch der durchgelassenen Energie des betreffenden Filters direkt proportional. Da es sich bei diesen Messungen nur um Ermittelung der relativen Energiewerte handelte, durfte ich die numerischen Werte der Ausschläge als ausreichendes Maß betrachten.

Als Beispiel soll der allgemeine Verlauf einer solchen Energiemessung geschildert werden. Der Strom im Lampenkreise wurde geschlossen, die Lampe erglühte, und das Ampèremeter zeigte annähernd 0,84 Amp. an. Nun wurde die Stromstärke genau auf 0,84 Amp. eingestellt, sodann der Ausschlag an dem Galvanometer abgelesen. Für jedes Filter wurden drei Ablesungen gemacht, woraus der Mittelwert genommen und hier mitgeteilt ist:

	Ausschlag des Galvanometers
Lampe + Küvette =	84,7
„ + „ + Filter 271 =	57,3
„ + „ + „ 200b =	63,5
„ + „ + „ 200a =	63,5.

Die pro Zeiteinheit durchgelassenen Energiemengen, infolgedessen auch die Energieintensitäten des roten, grünen und blauen Filters verhalten sich zueinander wie 57,3 : 63,5 : 63,5. Angenommen daß diese Intensitäten dem Quadrate der Entfernung von der Lampe umgekehrt proportional sind, können wir jene Distanz der Lampe von den Versuchsobjekten ermitteln, bei der durch jedes Filter gleiche Energieintensitäten auf die Versuchsobjekte fallen. Wir können also durch Variation der Lampendistanz die Strahlungsintensitäten der verschiedenen Filter auf gleiche Intensität abstimmen und so in der Zeiteinheit gleiche Energiemengen zuführen. Diese Distanzen betragen für:

Filter 271 (rot)	50 cm
„ 200b (grün)	$52^1/_2$ „
„ 200a (blau)	$52^1/_2$ „ .

Allerdings ist zu bedenken, daß diese Lichtenergien nicht ausschließlich den in Tabelle 9 für die Farbfilter angegebenen Strahlenarten zukommen, sondern zum Teil auch auf Rechnung der durch alle Filter durchgelassenen ultraroten Strahlen[1]) sowie der durch die Filter 200b und 200a durchgelassenen dunkelroten Strahlen zu setzen sind. Kommerell (1927, S. 464) hat daher Bedenken gegen die Verwendung von Farbfiltern, da sie alle außer dem Hauptbezirk noch ultrarote und den äußersten Teil der sichtbaren roten Strahlen hindurchlassen (wie auch ich fand).

---

1) Die ultravioletten Strahlen können unberücksichtigt bleiben, da angenommen werden darf, daß diese durch die Glasschichten der Lampe, Küvette und des Filters beinahe gänzlich absorbiert werden.

Tabelle 9.

Filter Nr.	Spektralbezirk in Angström	Farbe des durchgelassenen Lichtes
271	〉 6200	dunkelrot
200b	5500—5000	grün
200a	4850—4300	blau

Ich führte daher, leider erst nach Beendigung meiner Hauptversuche, nachträgliche Energiemessungen aus, in denen die Energiewerte der durchgelassenen ultraroten Strahlen mit denen der durchgelassenen sichtbaren Strahlen für jedes Filter verglichen wurden. Das wurde erreicht, indem der durchgelassene Energiebetrag zunächst nach Vorschaltung des Filters, alsdann des Filters + Küvette, die mit Jod in Schwefelkohlenstoff gefüllt war, vor der Lichtquelle mit dem Thermoelement gemessen wurde (sonst wie in Fig. 4). Die erhaltenen Werte sind in Tabelle 10 wiedergegeben.

Tabelle 10.

Filter Nr.	Ausschläge des Galvanometers.		Differenz A—B Energiewert für die sichtbaren Strahlen
	A Energiewert für sichtbare und ultrarote Strahlen	B Energiewert für ultrarote Strahlen	
271 (rot)	87,8	41,8	46,0
200b (grün)	98,8	51,0	47,8
200a (blau)	98,9	51,4	47,5

Für die durchgelassenen sichtbaren Strahlen ist das Verhältnis der relativen Energieintensitäten des roten, grünen und blauen Filters 46 : 47,8 : 47,8; d. h. unter Verwendung des Filters und der vorerwähnten Lampe würden bei folgenden Distanzen gleiche Energieintensitäten sichtbarer Strahlen auf die Blätter gelangen:

Filter 271 . . . . . 50 cm
„ 200b . . . . . 51 „
„ 200a . . . . . 51 „.

Ich verwendete aber leider nur die früher ermittelten Distanzen (vgl. S. 121). Hierdurch wurden also geringe Unterschiede in den Energieintensitäten der verwendeten Spektralbezirke bedingt, die aber wohl nicht von zu großem Einfluß auf den Ausfall der Versuche sein dürften.

Da die Entfernung der Lampe von den Versuchsobjekten nicht bei allen Filtern die gleiche sein durfte, mußte die Lampe für jeden neuen Versuch entsprechend neu eingestellt werden. Das war ohne Zeitverlust leicht möglich. Zwischen der Lichtquelle und den Versuchsobjekten befand sich über dem Filter eine Kühlküvette mit 30 mm dicker Wasserschicht. Das Wasser darin wurde nach jedem Versuch gewechselt. Die Schälchen mit den Blättern, für jeden Versuch sechs an der Zahl, wurden auf eine Unterlage von mattschwarzem Tuch in zwei Reihen nebeneinander aufgestellt. Sie wurden mit einem Blechgehäuse bedeckt, in dessen Deckel die Lichtfilter (13 × 18 cm) lichtdicht eingeschoben werden konnten. Das Gehäuse lag der Unterlage lichtdicht auf, so daß die Blätter lediglich von dem farbigen Lichte getroffen wurden. Da die Schälchen nicht im Kreise angeordnet und die äußersten nur wenig inaxial (5 cm) aufgestellt waren, so durfte ich annehmen, daß sie alle ziemlich gleichmäßig mit einer Intensität von 850 MK belichtet wurden.

Bei allen Versuchen wurde die Stärke des Lichtstromes konstant auf 0,84 Ampère gehalten. Das Aufglühen der Lampe konnte vernachlässigt werden, da die Belichtungszeiten verhältnismäßig lang waren; infolgedessen wurde auch von der Benutzung einer verdunkelnden Lampenarmatur mit Blendenverschluß abgesehen. Dauerte die Belichtungszeit länger als 20 Minuten, so wurde direkt nach ihrem Ablauf damit begonnen, die Blätter auf Strömung zu untersuchen; andernfalls wartete ich, bis nach Beginn der Belichtung 20 Minuten verstrichen waren. Beobachtet wurde mit einer Stahlimmersion. Verwendet wurden nur Blattstücke von weiblichen Pflanzen des Standortes II, die zuvor 84—108 Stunden lang verdunkelt worden waren. Alle Versuche fanden im Dunkelzimmer bei konstanter Temperatur von 20° C statt.

2. Versuche.

a) Einwirkung der ultraroten Strahlen.

Da alle benutzten Filter bis zu 50% ultrarotes Licht hindurchließen, war es unbedingt nötig, den Einfluß reiner ultraroter Strahlen auf die Zellen zu untersuchen. Zu diesem Zwecke kam eine konzentrierte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff zur Anwendung, die bei einer Schichtdicke von 25 mm für das Licht einer kleinen Bogenlampe nicht durchlässig war, wohl aber für ultrarote

Strahlen, was mit der Thermosäule festgestellt wurde. Die Versuchsanordnung entsprach der erwähnten mit dem Unterschiede, daß die Küvette mit Jod und Schwefelkohlenstoff sich an Stelle des Farbfilters befand. Die bei der Belichtung verwendete Lampe hatte eine Intensität von ca. 3400 MK und brannte in etwa 25 cm Entfernung von der Unterlage. Die Energiedichte der ultraroten Strahlen wurde aus folgenden Angaben berechnet: Bei 50 cm Entfernung der Lampe betrug der Ausschlag des Galvanometers für

Kühlküvette + Küvette mit Jod + CS_2 . . . = 66 Einheiten
„ + „ „ „ + „ + rotes
Filter . . . . . = 41,8 „ .

Angenommen, daß die Energiedichte der Lampe dem Quadrate der Entfernung umgekehrt proportional ist, beträgt die Energiedichte der durchgelassenen ultraroten Strahlen für die Küvette mit Jod + CS_2 $66 \times 4 = 264$ Einheiten. Die Energiedichte dieser Strahlen war also etwa $\frac{264}{41{,}8} = 6{,}3$ mal so groß wie jene, die bei meinen Versuchen mit dem roten Filter zu den Blättern gelangte.

Zehn Versuche mit je zwei Blattstücken wurden gemacht, wobei ich die Belichtungszeiten von 30—90 Minuten variierte. In keinem Fall war auch nur die geringste Strömung infolge der Bestrahlung wahrzunehmen, nicht einmal Verlagerung der Epidermischloroplasten hatte stattgefunden. Dieses Ergebnis zeigt deutlich die Unwirksamkeit der ultraroten Strahlen für die Auslösung der Plasmaströmung in Übereinstimmung mit den Beobachtungen Beikirchs (1926), aber im Gegensatz zu den Angaben von Nothmann-Zuckerkandl (1915).

b) Einwirkung der sichtbaren Strahlen.

Um die Bedeutung des farbigen Lichtes für die Auslösung der Plasmaströmung näher zu untersuchen, wurde eine Reihe von Versuchen ausgeführt, deren Ergebnisse in Tabelle 11 zusammengestellt sind.

Da gleichzeitige Parallelversuche bei meiner Versuchsanordnung unmöglich waren, wurden Vergleichsversuche nacheinander ausgeführt, die in der Tabelle 11 nebeneinander gestellt sind. Da aber die Reizerfolge an aufeinander folgenden Tagen verhältnismäßig konstant blieben, wurde manchmal auch von solchen Vergleichsversuchen abgesehen.

Aus Tabelle 11 sehen wir, daß Licht von verschiedener Wellenlänge, aber annähernd gleicher Intensität nicht gleich wirksam ist, sondern daß das rote Licht viel stärker wirkt als das blaue oder grüne. Ob die Blätter zuvor 84 oder 108 Stunden verdunkelt gewesen waren, ist dabei gleichgültig. Infolgedessen habe ich zu besserer Übersicht die Zahlen der reagierenden Blätter in Prozenten berechnen können (vgl. Tabelle 12). Berücksichtigt sind dabei wieder nur die Blätter, worin der Strömungsgrad z oder ein höherer gefunden wurde. Um die Ergebnisse der Reizungen noch besser zu veranschaulichen, habe ich die Resultate auch noch in den Kurven der Fig. 5 graphisch dargestellt. Auf der Abszisse sind die Belichtungszeiten in Minuten eingetragen, auf der Ordinate die Reaktionsprozente der Blätter in den farbigen Lichtern.

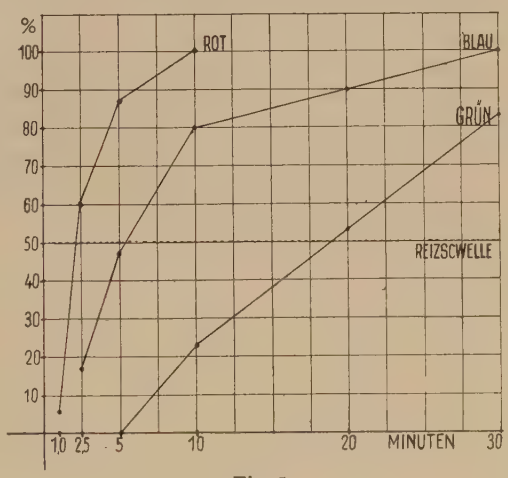

Fig. 5.

Während die Reizschwelle (50 % gereizte Blätter) im roten Licht schon unterhalb 2,5 Minuten Belichtungszeit erreicht wurde, liegt sie für das blaue Licht etwa bei 5 Minuten, für das grüne gar erst bei 20 Minuten. Die Reizschwellen der Blätter für rotes, blaues und grünes Licht von annähernd gleicher Intensität verhalten sich wie 1 : 2,5 : 10. Der Unterschied zwischen dem Reizerfolg im roten und blauen Licht beträgt 250 %, jener zwischen dem roten und grünen gar 1000 %, und dies, obwohl das grüne und das blaue Filter etwas dunkelrote Strahlen hindurchlassen. Daß diese Unterschiede lediglich auf den zweifellos noch vorhandenen kleinen Intensitätsdifferenzen der verschiedenen Lichtarten beruhen, ist kaum denkbar. Wie aus meinen Energiemessungen zu sehen ist, waren die verwendeten Intensitäten des grünen und des blauen Lichtes nahezu gleich groß, so daß die sehr großen Unterschiede zwischen dem grünen und blauen Lichte wohl nur der Natur der Strahlenarten zugeschrieben werden können.

Tabelle

Belichtungsdauer in Minuten	Rotes Licht ⟩ 6200								
	Datum	Dunkeladaption in Stunden	Reizreaktion						
			r	v	z	s	l	f	Chloroplastenverlagerung
1	9. V. 27	84	4	2					keine
	9. V. 27	84	5	1					„
	11. V. 27	108	3	2	1				„
2,5	5. V. 27	108	1	2	3				vereinzelt
	6. V. 27	84	1	1	3	1			„
	9. V. 27	108		2	1	3			„
	11. V. 27	84	2	1	3				„
	11. V. 27	84	1	1	4				„
5	4. V. 27	84		2	1	2	1		schwach
	4. V. 27	84			1	1	3	1	„
	9. V. 27	108			1	2	3		„
	11. V. 27	84		1	1	3	1		„
	11. V. 27	84		1		3	2		„
10	6. V. 27	84						6	stark
	9. V. 27	108						6	„
	12. V. 27	84						6	„
20									
30	7. V. 27	108						6	stark

Meine Ergebnisse stimmen insofern mit denen von Nothmann-Zuckerkandl (1915) überein, als auch ich im roten Licht die stärkste Wirkung fand; sie weichen insofern von ihnen ab, als diese Autorin von rot bis blau eine allmähliche Abnahme der Wirkung angibt. Da sie aber keine Schwellenbestimmungen gemacht und mit zu großen Lichtintensitäten gearbeitet hat, war sie

11.

Grünes Licht 5000—5500 Angström									Blaues Licht 4300—4850 Angström								
Datum	Dunkeladaption in Stunden	Reizreaktion						Chloroplastenverlagerung	Datum	Dunkeladaption in Stunden	Reizreaktion						Chloroplastenverlagerung
		r	v	z	s	l	f				r	v	z	s	l	f	
5. V. 27	108	6						keine	5. V. 27	108	2	3	1				keine
6. V. 27	84	5	1					„	6. V. 27	84	2	2	2				„
									14. V. 27	84	2	4					„
4. V. 27	84	5	1					keine	4. V. 27	84	1	2	3				vereinzelt
5. V. 27	108	5	1					„	4. V. 27	84		3	3				„
									13. V. 27	108	1	3	2				„
									13. V. 27	108	1	2	3				„
									14. V. 27	84		3	2	1			„
6. V. 27	84	1	3	2				keine	6. V. 27	84			2	4			schwach
12. V. 27	84	3	2	1				„	12. V. 27	84		2	1	3			„
12. V. 27	84	2	2	1	1			„	12. V. 27	84		1	2	3			„
13. V. 27	108	2	3		1			„	13. V. 27	108		2	2	2			„
13. V. 27	108	2	3	1				„	14. V. 27	108		1	3	2			„
7. V. 27	108		2	3	1			vereinzelt	7. V. 27	108		1	1	2	2		stark
7. V. 27	108	1	2	3				„	7. V. 27	108			1	1	4		„
12. V. 27	84	1	2	3				„	12. V. 27	84		1		3	2		„
12. V. 27	84	3	1	2				„									
13. V. 27	108		2	3	1			„									
7. V. 27	108		1	1	4			schwach	7. V. 27	108				3	3		stark
13. V. 27	108		1	1	3			„	13. V. 27	108				4	2		„

überhaupt nicht in der Lage, die Unterschiede zwischen den verschiedenen Spektralbezirken klar zu erkennen, abgesehen von anderen Unvollkommenheiten, die ihrer Methodik anhaften. Aber auch die Vermutung Beikirchs, daß die verschiedene Wirkung der einfarbigen Lichter „in erster Linie“ auf Verschiedenheiten ihrer Intensität beruhe, habe ich nicht bestätigen können.

Tabelle 12.

Belichtungsdauer in Minuten	Rotes Licht		Grünes Licht		Blaues Licht	
	Anzahl gereizter Blätter	Reizerfolg in %	Anzahl gereizter Blätter	Reizerfolg in %	Anzahl gereizter Blätter	Reizerfolg in %
1,0	18	5,5	—	—	—	—
2,5	30	60,0	12	0	18	16,6
5,0	30	87,0	12	0	30	46,6
10,0	18	100,0	30	23,3	30	80,0
20,0	—	—	30	53,3	18	90,0
30,0	6	100,0	12	83,3	12	100,0

Daß die roten Strahlen wirksamer sind als die kurzwelligen, ist sehr seltsam; ist es doch bei den meisten anderen Lichtreizvorgängen gerade umgekehrt; so z. B. bei den phototropischen Krümmungen der Koleoptile von *Avena* und der Sporangienträger von *Phycomyces* (Blaauw, 1909). Besonders merkwürdig scheint es mir aber, daß nach meinen Versuchen die Lichtwirkung von rot nach grün sehr stark absinkt, um im Blau alsdann wieder viel stärker zu werden. Es sieht danach so aus, als ob diejenigen Lichtstrahlen am stärksten Strömung auslösen, die vom Chlorophyll am meisten absorbiert werden. Man könnte geneigt sein, weiter zu gehen und eine Beziehung zwischen der Strömung auslösenden Wirkung der Lichtstrahlen und ihrer Assimilationswirkung zu suchen. Jedoch dürften derartige Hypothesen sich erübrigen, bis die noch fehlende volle Klarheit darüber geschaffen worden ist, welche Beziehungen zwischen der Assimilationsintensität und den Wellenlängen des Lichtes bestehen.

Abschnitt VI.

Versuche mit Dauerbelichtung in weißem und farbigem Lichte.

Es war beabsichtigt, an die Versuche über die Reizwirkung von Lichtschwankungen bei dunkeladaptierten Blättern solche bei wieder zur Ruhe gekommenen, aber mehr oder weniger hell adaptierten anzuschließen. Fitting (1925) glaubte ja seinen orientierenden Beobachtungen in abgeschwächtem Tageslichte entnehmen zu können, daß die durch kleine Lichtschwankungen hervorgerufene Strömung in dem helleren Lichte allmählich wieder völlig ausklingt, und daß an trüben Wintertagen das morgens sehr langsam sich

einschleichende Tageslicht keine Strömung wachruft. Aus beidem meinte er dann folgern zu dürfen, daß nur eine Lichtschwankung von genügender Schnelligkeit und Größe als Reiz bei den Blättern in Betracht kommt. Voraussetzung für die Lösung der von mir in Aussicht genommenen Fragestellungen war natürlich, daß ich mir mehr oder weniger hell adaptierte und zugleich ganz ruhige Blätter verschaffen konnte. Meine Bemühungen in dieser Hinsicht sind nun leider erfolglos geblieben; wenigstens ist es mir nicht geglückt, die Blätter bei Dauerbelichtung selbst mit schwachem künstlichem weißem Lichte wieder ganz zur Ruhe zu bringen. Allerdings tragen meine entsprechenden Versuche nur den Charakter von rohen orientierenden Vorversuchen, die auf exaktere Weise wiederholt werden müßten; meine Methodik war nämlich noch mit erheblichen Mängeln behaftet. Gleichwohl möchte ich meine Beobachtungen hier nicht ganz unerwähnt lassen, weil wohl eben solche weiteren exakten Versuche an sie anknüpfen können. Ich habe mich nämlich bei meinen Versuchen, die auch wieder in den Dunkelzimmern mit konstanter Temperatur stattfanden, aus verschiedenen Gründen nicht eines schwankungsfreien elektrischen Stromes bedient, sondern dazu nur den ziemlich inkonstanten Strom des Institutsnetzes (Wechselstrom der Überlandzentrale „Berggeist“ mit 110 Volt Spannung) verwendet, so daß die wieder mit dem Photometer gemessenen Lichtintensitäten sicherlich nicht dauernd hinreichend konstant geblieben sind.

Ich benutzte bei meinen Versuchen folgende Lichtintensitäten mit dem eben gemachten Vorbehalt: $^1/_2$, 2, 10, 20 und 50 MK, die mir eine Osram-Nitra-Opallampe von 40 Watt 120 Volt in 100 cm Abstand, und 200 und 800 MK, die mir eine solche von 200 Watt 120 Volt in 50 cm Entfernung von der Unterlage lieferten. Die Abstufungen dieser Lichtintensitäten erreichte ich dadurch, daß ich zwischen Lichtquelle und Versuchsobjekte einen Schirm schaltete, aus zwei Glasscheiben bestehend, zwischen die eine geringere oder größere Zahl von Pergamentblättern gelegt waren. Die durch diesen Schirm durchgelassenen Lichtintensitäten wurden photometrisch bestimmt. Die Schälchen wurden in einem innen schwarzen Kasten in zwei Reihen zu je 6 aufgestellt, um seitliches Licht auszuschließen, der Schirm auf diesen gelegt, und von oben her belichtet. Bei den Versuchen mit farbigem Licht wurden die Lichtfilter in solcher Weise an Stelle des Schirmes eingeschaltet. Die Belichtung wurde meist 4—5 Tage lang ununterbrochen fort-

gesetzt, das Wasser in den Schälchen täglich einmal gewechselt. Beobachtet wurde mit der Stahlimmersion.

Die Blätter stammten wieder von Standort II und waren vor den Versuchen 84—108 Stunden lang dunkel gehalten worden. Bei jeder der vorgenannten Lichtintensitäten wurden 3 Versuche mit je 12 Blattstücken ausgeführt. Die Beobachtung der Strömungsgrade fand im Dunkelzimmer am ersten Tag wiederholt, dann weiterhin nur einmal statt.

Die Ergebnisse dieser Versuche mit künstlichem weißem Lichte lassen sich dahin zusammenfassen, daß durchgehends durch die Belichtung Strömung von ziemlich großer Geschwindigkeit hervorgerufen wurde, die sich aber allmählich wieder bis zu einem annähernd konstanten Wert verringerte. Eine Beruhigung trat aber während der vier- bis fünftägigen Belichtung niemals ein, auch nicht in weißem Lichte von nur 0,5 Meterkerzen. In diesem Lichte waren übrigens bereits nach einer Stunde die Anfänge der Strömung zu sehen. Im Licht der künstlichen Lichtquelle über 200 Meterkerzen werden die Blätter allmählich geschädigt. Sie beginnen sich zu infiltrieren und zu entfärben. Auch trat in den Blättern am 3. Tage starke Anthozyanbildung auf. Besonders stark war die Schädigung in 800 Meterkerzen. Die Wärmestrahlen der Lampen waren bei diesen Versuchen nicht ausgeschaltet; selbst bei Verwendung von 800 MK erhöhte sich aber die Temperatur des Wassers in den Schälchen nur um 2,7° C. Nach diesen Beobachtungen sieht es so aus, als ob das Licht zwei Wirkungen habe, die nacheinander sich geltend machen: 1. eine solche als Übergangsreiz und 2. eine als stationärer Reiz. Dem Übergangsreiz von dunkel zu hell würde die Auslösung einer lebhaften Strömung entsprechen; diese Reaktion klingt allmählich wieder ab, aber nur teilweise, weil ein gewisser Reizzustand, der auch in Strömung, aber von geringer Geschwindigkeit, kenntlich ist, als Folge des stationären Dauerlichtreizes erhalten bleibt.

Allerdings schließen meine Versuche die Möglichkeit noch nicht aus, daß während der Dauerbelichtung durch immer wieder gelegentliche Lichtschwankungen, die auf unkontrollierten Spannungsschwankungen des verwendeten Wechselstromes beruhen, die Rotation wieder verstärkt worden ist, und daß aus diesem Grund keine vollständige Beruhigung der Zellen zu stande kam.

Mehr für meine Deutung scheinen aber die weiteren Versuche mit farbigen Lichtern zu sprechen, wofür ich wieder die früher

schon erwähnten Farbfilter, rot Nr. 271, grün Nr. 200b und blau Nr. 200a verwendete, ohne dabei aber das Licht auf gleiche Intensitäten zu bringen. Das rote Licht war etwas schwächer als das grüne oder blaue, da die Lichtquelle, eine Osram-Nitra-Opallampe 40 Watt 120 Volt, sich bei allen drei Filtern in 50 cm Abstand von den Versuchsobjekten befand; ihre Intensität (axial gemessen) betrug bei dieser Entfernung 188 MK. Für jede Lichtart wurden die Versuche dreimal wiederholt, und zu jedem sechs Blätter verwendet, die in zwei Reihen nebeneinander unter der Lampe in dem Kasten angeordnet waren.

Auch durch die Belichtung mit solchen Lichtern wurde in dunkeladaptierten Blättern entsprechend meinen früheren Versuchen lebhafte Strömung ausgelöst; desgleichen kam eine sehr starke Chloroplastenverlagerung in den Epidermiszellen zustande. Merkwürdigerweise verhielten sich aber die Blätter in der Folgezeit je nach der Farbe des Lichtes ganz verschieden: Im roten und grünen Lichte beruhigten sich die Blätter nach 3 Tagen völlig, und die Chloroplasten der Epidermis nahmen in rot nahezu, in grün ganz wieder Dunkelstellung ein. Im blauen Lichte dagegen beruhigten sich die Blätter nach einem gewissen Rückgang des anfänglich ausgelösten lebhaften Strömungsgrades auch nach fünftägiger Belichtung nicht, und die Chloroplasten der Epidermis verblieben dauernd in Lichtstellung. Da das weiße Licht der Glühbirnen blaue Strahlen enthält, wird es verständlich, weshalb die Blätter sich in meinem weißen Lampenlicht nicht wieder ganz beruhigten.

Rotes und grünes Licht wirken sonach nur als Übergangsreiz: die durch solche Belichtung ausgelöste Strömung klingt im Dauerlicht völlig ab, und zwar trotz der während der Versuche etwa auftretenden Lichtschwankungen der Lampe. Das blaue Licht wirkt dagegen, wie es scheint, als Übergangs- und als stationärer Reiz: die durch die Belichtung geweckte lebhafte Strömung geht deshalb bei Dauerbelichtung nur teilweise zurück. Man könnte vielleicht daran denken, daß das blaue Licht bei Dauereinstrahlung schädigend wirkt und nur dadurch die Strömung aufrecht erhält; jedoch habe ich sichtbare Anzeichen einer Schädigung nicht auffinden können, da solche gereizten Blätter sich im Dunkeln nach 36 Stunden wieder völlig beruhigten. Natürlich muß man aber bei dem verwendeten inkonstanten Licht auch noch an die allerdings wohl wenig wahrscheinliche Möglichkeit denken, daß

Lichtschwankungen im blauen Licht stärker reizen als im roten oder grünen.

Erwähnt sei hier übrigens, daß schon Nothmann-Zuckerkandl (1915) in gelbem Lichte von 5800—6300 Angström die Plasmaströmung (ob bei *Elodea* oder *Vallisneria* ist nicht klar ersichtlich) und zwar nach $3^1/_2$ Stunden zur Ruhe kommen sah, jedoch ohne daß die Chloroplasten in Dunkelstellung übergingen; ferner sollen nach Josing (1901) narkotisierte Schnitte von *Vallisneria* sich in rotem Lichte nach vierstündiger Belichtung beruhigen.

Ob sich Tageslicht, das ja bekanntlich nicht die gleiche Zusammensetzung hat wie das Licht von Glühbirnen, anders als dieses verhält, müssen natürlich erst besondere Versuche lehren. Vorläufig dürfte es wohl zweckmäßig sein, zu einem näheren Studium der Reizerscheinungen ruhiger, aber hell adaptierter Blätter sich einfarbigen und zwar vor allem des roten Lichtes zu bedienen.

Abschnitt VII.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Mikrosomenbewegung ist als erstes Stadium der Photodinese anzusehen. Die Chloroplastenwanderung wird durch Mikrosomenbewegung eingeleitet.

Die Lichtempfindlichkeit der Blätter ist in destilliertem Wasser geringer als in Duisdorfer Leitungswasser.

Eine Reizleitung des Lichtreizes nach dem ungereizten Teil eines Blattes findet entsprechend Fittings Beobachtungen nicht statt.

Sehr junge Blätter haben keine größere Lichtempfindlichkeit als Blätter mittleren Alters.

Die Empfindlichkeit weitgehend dunkel adaptierter Vallisnerienblätter gegen Belichtung ist sehr groß; entsprechend sind die Präsentationszeiten recht klein: für 22,2 MK (1786 MKS) = 80 Sekunden, für 2560 MK (11520 MKS) nur ungefähr 4,5 Sekunden. Und selbst eine Lichtintensität von nur 0,5 MK ruft bei genügend langer Einwirkung noch Strömung in dunkeladaptierten Blättern hervor.

Die Präsentationszeiten sind von den Lichtintensitäten abhängig, und zwar sind sie absolut um so größer, relativ aber um so kleiner, je schwächer die Intensitäten sind. Auch die Reaktionszeiten sind von den Lichtintensitäten abhängig, betragen jedoch bei hoher

Intensität mindestens annähernd 5 Minuten, so daß die Reaktionszeiten also weit größer als die Präsentationszeiten sind.

Auch für die gleichen Lichtmengen ist der Reizerfolg bei niederer Intensität größer als bei hoher Intensität.

Die Produktregel $i \cdot t = \text{constans}$ hat also für die in meinen Versuchen realisierten Fälle bei der Photodinese keine Gültigkeit.

Intermittierende unterschwellige Lichtreize werden bei Überschreitung des Verhältnisses von Lichtperiode zu Dunkelperiode gleich 1 : 4 nicht mehr vollkommen, dagegen bei den Verhältnissen 1 : 1 und 1 : 2 vollkommen summiert.

Dauerbelichtung bei hoher Lichtintensität ruft Lichtschädigung der Zellen hervor. Die Chloroplasten entfärben sich, Infiltration der Blätter findet statt, und die Strömung kommt im Dunkeln nicht wieder zum Stillstand. Das ist der Fall bei Intensitäten von 800 MK und darüber.

Ultrarote Strahlen vermögen die Plasmaströmung nicht hervorzurufen. Die roten, grünen und blauen Strahlen des sichtbaren Spektrums sind dagegen photodinetisch wirksam. Das rote Licht ist bei weitem am wirksamsten, es folgt das blaue und zuletzt das grüne Licht.

Bei Dauerbelichtung mit rotem oder grünem Licht wird die durch solches Licht ausgelöste Plasmaströmung nicht aufrechterhalten. Vielmehr hört die Rotation darin im Laufe von Tagen völlig auf. In weißem (selbst von nur 0,5 MK) oder blauem Lichte beruhigen sich dagegen die Zellen nicht ganz; die durch die Belichtung mit solchem Licht hervorgerufene starke Strömung geht vielmehr nur teilweise wieder zurück. Rotes und grünes Licht wirken also nur als Übergangsreiz, blaues und weißes als starker Übergangs- und als schwächerer stationärer Reiz.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Bonn unter Leitung von Herrn Professor Dr. Fitting angefertigt, dem ich für sein stetes Interesse und den zu jeder Zeit gerne erteilten Rat an dieser Stelle herzlichst danken möchte. Ferner gebührt mein Dank Herrn Dr. Bode, Assistenten am Botanischen Institut, für mannigfache Ratschläge. Auch möchte ich nicht versäumen, Herrn Professor Dr. Konen für sein ständiges Entgegenkommen, sowie die leihweise Überlassung einiger Apparate aus dem physikalischen Institut meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Zitierte Literatur.

1926. Beikirch, H., Die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren. Bot. Archiv, 1925—26, **12**, Heft 5—6.

1909. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. trav. Bot. Néerl., 1909.

1925. Brauner, L., Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jahrb. f. wiss. Bot., 1925, **64**.

1925. Fitting, H., Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1925, **64**.

1927a. — —, Untersuchungen über Chemodinese bei *Vallisneria*. Ebenda, 1927, **67**.

1927b. — —, Über einen Motorgenerator zur Erzeugung von konstantem elektrischem Strom. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **45**, 1927, S. 467 ff.

1892. Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, **24**.

1901. Josing, E., Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, **36**.

1925. Jurišič, P. J., Die Geschwindigkeitsänderung der Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen. Acta Bot. Inst. R. Univ. Zagreb, 1925, **1**. Referat: Bot. Zentralbl., 1925, **148**.

1927. Kommerell, E., Quantitative Versuche über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Keimung der Samen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1927, **66**.

1903. Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung von Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, **39**.

1888. Moore, Spencer L. M., The influence of light upon protoplasmic movement. Journ. Linn. Soc., 1888, **24**, S. 200 u. 351.

1915. Nothmann-Zuckerkandl, H., Über die Erregung der Protoplasmaströmung durch verschiedene Strahlenarten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1915, **33**.

1926. Oehlkers, F., Phototropische Untersuchungen an *Phycomyces nitens*. Zeitschr. f. Bot., 1926, **19**.

1925. Rao, L., Quantitative Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung von *Lythrum Salicaria*. Jahrb. f. wiss. Bot., 1925, **64**.

Lebenslauf

Ich, Herold Georg Wilhelm Johannes Schweickerdt, bin geboren zu Schmie, Oberamt Maulbronn, Württemberg, am 29. November 1903 und dortselbst in der evangelischen Kirche getauft als Sohn des Kaufmanns E. H. Schweickerdt in Pretoria, Südafrika. Nach Absolvierung der Deutschen Volksschule zu Pretoria kam ich dortselbst auf das Realgymnasium, wo ich Ende des Jahres 1920 das Reifezeugnis der Universität von Südafrika erwarb. Nach einjährigem Studium der Medizin an der Universität von Kapstadt, Südafrika, widmete ich mich einem dreijährigen Studium der Botanik und Chemie an dem Transvaal University College zu Pretoria, wo ich Ende 1924 den Grad eines „Baccalaureus Scientiae" der Universität von Südafrika erwarb.

Anfang 1925 kam ich nach Bonn, um mich in Botanik weiter auszubilden. Nachdem ich fünf Semester unter der Leitung von Herrn Professor Dr. H. Fitting gearbeitet hatte, meldete ich mich auf Grund der vorliegenden Arbeit: „Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*" zur mündlichen Doktorprüfung. Die Vorarbeiten dieser Dissertation wurden im Sommersemester 1926 begonnen.